

# 生物圈的 第一性生产力

〔美〕 H. 里思 R. H. 惠特克 等 著



科学出版社

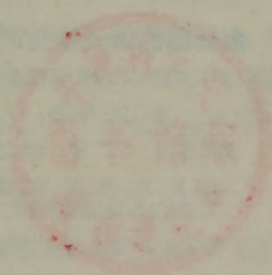


58.18  
297

# 生物圈的第一性生产力

(美) H. 史密斯, R. H. 史密斯 著

王立范 等译

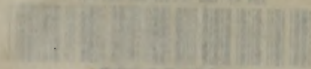


科学出版社

1983

24014

中国科学院图书馆



S0015492







科学出版社

# 生物圈的第一性生产力

〔美〕H. 里思 R. H. 惠特克 等著

王业莲 等 译



科学出版社

1985

24014

中科院植物所图书馆



S0015492

## 内 容 简 介

本书是《生态研究》丛书的第14册。生物圈第一性生产力是维持人类和全部异养有机体的生命以及种群的基础资源。在过去十年内有大量的资料足以说明生物圈生产负荷量的特点,人类活动对于生物圈的不稳定性日益增加,尤其是工业的迅速发展对于生物圈的影响。本书综合地论述了生物圈第一性生产力与环境因子方面的最新知识;不同群落的产量,整个生物圈的现状和它对于其它特征的影响,以及与人类的复杂关系。

本书内容丰富,材料新颖,包括生物圈第一性生产力的研究历史、群落特征、估算方法和模式定量等方面。可供生物、农业、林业、牧业、区划、数理统计和环境保护等有关科研人员和大专院校有关专业师生参考。

王业蓬 译

edited by Helmut Lieth and Robert H. Whittaker

PRIMARY PRODUCTIVITY OF THE BIOSPHERE

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1975

### 生物圈的第一性生产力

[美] H. 里思 R. H. 惠特克 等著

王业蓬 等 译

责任编辑 于 拔 彭克里

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1985年4月第一版 开本: 850×1168 1/32

1985年4月第一次印刷 印张: 12 1/8

印数: 0001—4,100 字数: 318,000

统一书号: 13031·2876

本社书号: 3944·13-8

定价: 3.40 元



## 译 者 的 话

《生物圈的第一性生产力》一书,由 Helmut Lieth 和 Robert H. Whittaker 主编,汇选了近十年来的专著和文章,介绍了现代生态学的发展、成就和展望。

生物圈的第一性生产力是指绿色植物单位时间和空间所累积的光合量与呼吸量之差。它维持着全人类和全部异养生物的生命,而人口和工业的增长以及环境的污染,又严重地影响着生物圈各组成部分第一性生产力的发展。

在我国为努力实现四个现代化之际,本书对研究、认识并掌握生物圈各组成部分第一性生产力的特性和规律,对充分利用和合理开发自然资源方面,具有十分重要的意义。

本书分四篇,共十五章,各章系由不同作者分别或共同编著。第一篇是导论,指出本书的范围和目的以及生物圈第一性生产力的研究历史;第二篇是有关生产力的测定方法,涉及水域、陆地和地区性生产量等方面,并包括卡值的测定;第三篇是全球生产力的格局,包括海洋、内陆水域、陆地和热带生态系统的第一性生产力;第四篇是世界第一性生产力的造型和计算机模型的应用以及生物圈与人类的关系等。

本书的特点是介绍宏观因子与微观因子具体结合的研究,其方法是以宏观因子为范围,以微观因子为根据,即地区性和世界性第一性生产力均以热能量为依据。

本书由东北林学院王业莲、周重光、肖前柱、祝宁、陈华豪、詹鸿振、赵惠勋等翻译。由王业莲、肖前柱校。

由于译者水平所限,译文不当之处,请读者批评指正。

译 者

1979年12月





## 序 言

从第二次世界大战以来,特别是近十年内,在国际生物学计划(International Biological Program, IBP)的影响下,对生态系统功能的研究有了很大进展。同时,环境问题也成指数增长,其中包括地球维持人类生存的能力问题。人们关心的问题延伸到人类对“生物圈”(地球表面上维持人类生存的活的有机体层)的影响。生态研究和环境事务的共同课题是第一性生产量(通过植物)固定在维持一切生命的有机物质内的太阳能。国际生物学计划中的大量成果有待于进行综合,但是从该计划和其它研究中,有足够的资料可用于对生物圈的第一性生产量作出有说服力的概括——这就是本书的目的。

本书由于这两位编者和 Gene E. Likens 均具有相同的兴趣,他们于 1971 年 10 月 24 日,在佛罗里达州的迈阿密、由美国生物科学学院所主办的第二次生物学学会上,对于这个专题举行了讨论会,并对讨论会上所提出的论文进行了修改,使其成为本书的第 2、第 8、第 9、第 10 和第 15 章,我们以此为中心部分又补充了其它章节,其中包括对测定生产力和地区生产量方法的讨论和评价,目前对于热带生产力的发现和第一性生产力的各种模式。从探索研究技术总结的读者到关切我们对全球生产力综合的读者,是本书面向的读者范围。

某些研究单位和个人协助了本书的完成。由 Lieth 和 Sharpe 提出或合著的有关各章,得到了美国国际生物学计划(东部落叶林群落)的部分支持。由 Whittaker 和 Hall 所提出的各章,得到了布鲁克黑文国家研究室的部分支持。由 Likens 和 Whittaker 所提出的,得到了国家科学基金委员会的部分支持。在本书付印的最后阶段,编者之一(Helmut Lieth)是以客座研究员的身份,工作



于联邦德国的居利西(Jülich)原子核研究中心(KFA)。我们感谢该中心的 K. Wagener 教授及其物理化学研究所的全体工作人员在经济上和计算上所给予的帮助。索引是由 Margot Lieth 和 Cyndi Grossman 编制的,对此表示感谢。本书得到改进,应归功于纽约斯普林格出版公司(Springer-Verlag)全体工作人员的热情帮助。

本书特约——翻译的戈德施密特——Helmut Lieth 于限

[王业莲译] 两位编辑和 Gene E. Likens 树具有相似的兴趣。



# 目 录

<b>第一篇 前言</b> .....	<b>1</b>
引言 .....	2
第 1 章 本书的范围和目的 .....	
...Robert H. Whittaker, Gene E. Likens 和 Helmut Lieth	3
第 2 章 第一性生产力研究的历史综述 .....	
..... Helmut Lieth	6
<b>第二篇 生产力测定方法</b> .....	<b>15</b>
第 3 章 评价水域第一性生产力的方法 .....	
..... Charles A. S. Hall 和 Russell Moll	17
第 4 章 评价陆地生产力的方法 .....	
..... Robert H. Whittaker 和 Peter L. Marks	50
第 5 章 卡值的测定 .....	Helmut Lieth 112
第 6 章 北卡罗来纳州地区性生产力的估算 .....	
...Douglas D. Sharp, Helmut Lieth 和 Dennis Whigham	122
第 7 章 地区性第一性生产量的估价方法 .....	
..... David M. Sharpe	137
<b>第三篇 全球生产力格局</b> .....	<b>157</b>
第 8 章 海洋生态系统的第一性生产力 .....	
..... John S. Bunt	159
第 9 章 内陆水域生态系统的第一性生产力 .....	
..... Gene E. Likens	174
第 10 章 世界主要植被组合的第一性生产力 .....	
..... Helmut Lieth	190
第 11 章 热带陆地生态系统中的净第一性生产力 .....	
..... Peter G. Murphy	202

**第四篇 应用第一性生产力的知识 ..... 215**

第12章 世界第一性生产力的模拟 ..... Helmut Lieth 217

第13章 由计算机所导出的全球第一性生产力模型的  
定量估算 ..... Elgene Box 243

第14章 生产力测定的展望 ..... Helmut Lieth 264

第15章 生物圈与人类 .....  
..... Robert H. Whittaker 和 Gene E. Likens 284

**参考文献 ..... 309**

**索引 ..... 355**

# 第一篇

## 前言



## 引 言

近几十年来生物学的研究,尤其是生态学的研究,已澄清了以下几点:

1. 人口和财富可以无限增加的观念,就是自我欺骗和自取毁灭。
2. 超出世界容纳量而不加调节地增加人口,应该认为是道德上的犯罪行为。
3. 在使世界人民受到损害的情况下,无情地增加工业国的国民生产总值,应该认为是社会上的犯罪行为。
4. 为了短期的利益和增长而不计后果地开发利用我们的化石燃料资源,而不是为了长期的未来进行周密规划合理利用,是对于我们子孙的犯罪。

Helmut Lieth

[王业蓬译]

## 第1章 本书的范围和目的

Robert H. Whittaker, Gene E. Likens 和 Helmut Lieth

在我们时代的一般概念,认为地球的表面是被活的有机体层,即“生物圈”(biosphere)所占有;人类和全部其他异养有机体的生命是依靠生物圈的第一性生产而生活;人口和工业的增长,以递增的压力影响着生物圈,特别是收获量和化学物质的影响。这些概念是众所周知的,但生物圈的某些数量特征及其与人类的关系尚不了解。仅在近十年内才有足够的资料可以利用,以优于臆测的某种方式表明生物圈的生产规模。仅在近二、三十年内,人们对人类与生物圈关系中动荡不定特征的认识,已明显地超出了狭小的学术范围。

生物圈这个名词,被用来指全球性有机体层,或有机体生活和与之相互作用的地球表面环境(Hutchinson, 1970)。本书所论及的“生物圈”是第一种含义,同时用“生态圈”(ecosphere)表示第二种含义(Cole, 1958)。整个生物圈功能的基础是第一性生产力(primary productivity),即由光合植物结合太阳能生产有机物质。本书的目的(本书对于化学合成自养有机体极小的作用,将不予讨论)是综合测定方法为依据的世界第一性生产力的现有知识,环境的决定因素,不同群落的量和整个生物圈的量,对其他生物圈特性的关系以及对人类的含义。

我们关注的问题中心是净第一性生产力,它是光合植物呼吸作用消耗后的总第一性生产力的剩余部分。净生产力(即剩余部分)既可由各种动物收获,又可以被腐生菌分解。除供给植物本身以外,净第一性生产力还为所有有机体生命提供了能量和物质基础。净第一性生产力的最普通的测定方法,是用单位时间内地球

表面单位面积,合成的干有机质来计算,即以每年每平方米的克数表示( $\text{克}/\text{米}^2/\text{年} \times 8.92 = \text{磅}/\text{英亩}/\text{年}$ )<sup>1)</sup>。世界上,各种类型生态系统的净生产量,可用每年干物质的公吨数(公吨 =  $10^6$  克)表示(公吨数  $\times 1.1023 =$  英制的短吨数)。生物量是在一定时间内,地球表面单位面积上现有的活有机体的干物质,可用每平方米的公斤数来表示( $\text{公斤}/\text{米}^2 \times 10 = \text{吨}/\text{公顷} \times 8922 = \text{磅}/\text{英亩}$ )。生产力还可以用单位时间和单位面积所生成干物质中碳的克数或能量的卡数来表示。碳与干物质的关系是可变的,但2.2是一个合理的平均值,用它来乘碳的产量可得出干物质重量。植物生物量中的能含量(每克干组织的千卡数)也是可变的,如陆地植物的全世界平均值约为4.25,但浮游生物和针叶林却为4.9(表7-2)。

本书目的之一是概括可利用的资料,来估算全球的净第一性生产总量,我们所得的数值为  $172 \times 10^9$  吨/年。在各种不同的群落中生产关系的格式,作为此值的基础还有一定的复杂性。在陆地、海洋和淡水水域这三种领域中,净第一性生产力的范围是从  $2000 \text{ 克}/\text{米}^2/\text{年}$  到  $3000 \text{ 克}/\text{米}^2/\text{年}$ ,而在沙漠的条件下,大多数接近零。生产力的巨大差别,在陆地决定于水分的可用率,在淡水和咸水水域则决定于营养物质的可用率,而温度在任何区域都起着影响生产力的作用。总之,陆地群落较之海洋具有高得多的生产力,因为陆地有可能形成广泛的群落结构来保存营养物质和维持叶面积。在生物量、叶绿素、关键营养物质的含量以及由这些因素决定的生产力方面,海洋浮游生物群落就小得多了。对于生产力而言,利用光能的效率,一般与第一性生产力本身相关,但是海洋浮游生物的单位叶绿素生产力效率高于生产力高得多的森林。总第一性生产力消耗于植物呼吸作用的部分,随温度和群落生物量

1) 在表示生产力的方式上,我们采用克/米<sup>2</sup>/年的形式,可直接读作每年每平方米的克数,尤其愿意采用这种形式,而不采用不方便的形式克·米<sup>-2</sup>·年<sup>-1</sup>。这种克/米<sup>2</sup>/年的形式,也具有模稜两可的可能,即“年”还可看作分数的分子。我们还未遇见过任何人曾误解过并且顾虑这种潜在的模稜两可性是一个真正的问题,但是 g/m<sup>2</sup>/year 当然应表示为克/(米<sup>2</sup>·年)或(克/米<sup>2</sup>)/年。



而异，在热带雨林中为 75%，在某些浮游生物群落中，则可能为 20—30%。不同陆地群落的生物量中能的含量变化是具有一定模式的，在热带雨林中其值较低，在北方森林中其值则较高。

目前看来人类还不能在生物圈受到严重危害以前就控制住人口和工业的增长。如果要控制，人类必须给予其本身以限制，并根据对生物圈特征的了解作出规划，对生物圈进行明智的长期利用和保护。人类的生命和健康以及环境的引人入胜都有赖于生物圈，本书致力于人们对生物圈的了解。

[王业莲译]

## 第2章 第一性生产力研究的历史综述

Helmut Lieth

据最近关于光合作用发现历史的一篇论文(Robinovitch, 1971), 很多生物学家将光合作用与生产力等量齐观, 并且认为光合作用的原料(水分, 二氧化碳和太阳能)直接控制着生产力。光合作用和第一性生产力并不能简单地相等。诚然, 第一性生产力(结合在有机物质内的实际能量)就是光合作用的产物。但是, 第一性生产力远不只需要光合作用。无机营养物质的摄取和组合成原生质的各种有机化合物, 对于光合有机体是必不可少的。温度对于年生产力具有与光合过程对温度依存不同的各种影响。在陆地, 生产力受水分可用率的强烈影响, 水分并非首先用于光合作用过程本身, 而是取代为摄取二氧化碳而张开的气孔而丧失的水分。

本章编纂了过去对植物生产力认识的关键资料, 以区别于光合作用, 这些史料包括全球生产量的逐步估算以及在一定程度上对第一性生产力影响人类和环境的重要性的认识。

在这个历史过程中, 至少有三个主要时期: (1) Liebig 以前, (2) 从 Liebig 到国际生物学计划 (IBP), (3) IBP 及其后果。我们将遵循这个顺序来认识现代的观点和方法是如何发展而成的。

### 从亚里士多德至 Liebig

**公元前 384—322** 亚里士多德指出土壤是以与动物肠道相比拟的方式为植物提供经过其根摄取的半消化的食物。因此他正确地强调了植物和土壤的关系, 但却错误地解释了植物营养的概念, 这种观点持续了 1800 年之久。

**公元 1450**

Nicolai de Cusa 提出了近乎于革命性的观点,即“土壤中充满了水分,吮吸出土壤中的物质,然后在日光的作用下而凝聚成植物。”

在 Nicolaus de Cusa (Cusanus) 的著作中(1967),通读了“静态试验的内行”(Ydiote de staticis experimentis)一文所得的印象(Ydiote 意即具有高度熟练技术的实践者):是在他那个时代的“农业工程师”对这种植物-水分关系持有一致的意见。Nicolai 的观点强调植物和水分之间的关系,该文在大约 150 年以后成为 van Helmont 实验的蓝本。

**大约 1600**

**(1577—1644)**

van Helmont 除了进行过一些奇怪的试验去发现从废物和锯木屑中找到耗子的方法以外,还曾进行过一个相当聪明的试验:他在一个装有 300 磅土壤的粘土盆中,栽植了一重 5 磅的柳树条,并用雨水进行灌溉。5 年以后,他收获了材重为 164 磅的一株柳树,而仅失去了 2 盎司的土壤。从而, van Helmont 总结出水分凝聚成了植物。

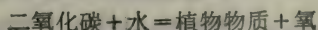
**1772—1777**

**或 1779**

Priestley, Scheele 和 Ingenhousz 最先讨论了植物与空气间的相互作用。他们论述了在光下和黑暗中植物对于空气的“改善”作用和“玷污”作用。

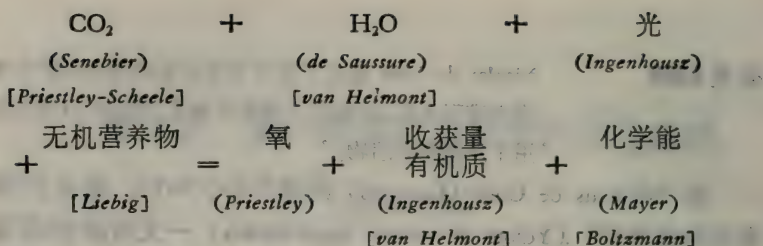
**1804**

de Saussure 研究了植物的气体交换,并对光合作用给出了正确的方程式:



按照 Rabinovitch (1971) 指出其工作导致第一性生产方程式(不是光合作用方程式)有关的人士的方式,我们加上了有助于第一次评价每种元素的重要性或必要性或二者兼而有之的人名。小括弧中是引自 Rabinovitch; 而我们引入的则附于中括弧内。





按照这个方程式的发展,虽然没有达到目前的研究规模,然而植物生产量曾得到广泛认真的研究。当时刚成立的农林学院对这类问题曾进行不同方面的研究。

## 从 Liebig 到 IBP

1840

分析化学的发展使 Liebig 能指出矿物质对于植物营养的重要性。他极力反对普遍被接受的腐殖质理论,因为它是以植物仅仅靠有机物质而生活的假设为基础的。在研究干物质生产和营养物质供给之间的关系时, Liebig 提出了著名的最小量定律 (Law of the Minimum)。

1850—1900

植物化学揭示了植物、矿质营养物质、土壤、水分和空气之间的关系。腐殖质的重要性在农业和林业方面的物理和化学参数意义已经进行过研究。在整个欧洲曾经广泛讨论过物质循环的原理;在今天很难于确定谁对于第一性生产力提出了最初的设想或证据。这些结果已在直到二十世纪还频繁引用的少数几本书中 (Bous-singault, 1851; Liebig, 1862; 和 Ebermayer, 1876, 1882)。

1862

Liebig 第一个从数量上考虑到植被对于大气影响的问题。在 1862 年,他说:“如果我们设想地球的表面完全被年生产为 5000 公斤/公顷的绿色草原所覆被;且



CO<sub>2</sub> 又得不到补充,则大气中 CO<sub>2</sub> 总含量将在 21—22 年内被耗尽(根据 Liebig, 每年 CO<sub>2</sub> 的消耗量为 230—240×10<sup>9</sup> 公吨)。”这标志着用地球化学手段处理生产力的开始。

1882

在实验室或田野中,对于农作物收获量的研究是易于进行的,但对森林来说就特别困难了。森林的第一个干物质生产力的数字,1882 年才出现于 Ebermayer 对巴伐利亚森林物质生产力(根据他本人的测定)和法国农作物的干物质生产力(Boussingault 的资料)的对比中。当然,森林较为高产。他以每公顷的干物质的公斤数(=10×每平方米的克数)表示如下:

山毛榉 木 材 3163 公斤/公顷

枯枝落叶 3334

总 计 6497

云 杉 木 材 3435 公斤/公顷

枯枝落叶 3007

总 计 6442

松 树 木 材 3233

枯枝落叶 3186

总 计 6419

马铃薯 4080—4340 公斤/公顷

三叶草 4200

小 麦 4500

燕 麦 4250

大约 50 年以来这些重要的数据一直保留着,一再为地球化学家在计算生物圈内化学元素时所引用。40 年以后,Boysen、Jensen、Burger 和 Harper(见 Lieth, 1962)作了类似的测定。Ebermayer 通过限于陆地的野外测量,第一次对全世界植被的含碳量作出了估计。他根据对巴伐利亚的计算,推论出全世界 CO<sub>2</sub> 的年消耗量

为  $90 \times 10^9$  吨。

### 1900—1930

在 Liebig 最小量定律 60 多年以后, E. A. Mitscherlich 才将其发展为收获量定律 (Law of Yield)。因为在 Liebig 时代, 收获量和干物质产量的测定几乎成了尽人皆知的事, 所以这种延误是相当令人吃惊的。Mitscherlich 的收获量定律是建立生产力模式的第一次尝试 (Mitscherlich 1954)。

### 1903—1913

Arrhenius 在 1908 年和 Cimacian 于 1913 年分别提出了与 Ebermayer 关于  $\text{CO}_2$  消耗量 ( $100 \times 10^9$  吨) 的相似数字, 但是他们均未提出另外的生物学信息 (见 Noddack 和 Komor, 1937)。

### 1919

Schroeder (1919) 对于陆地的干物质生产量的知识, 作出了第二次重大贡献。他的计算主要是基于 Ebermayer 的研究, 并利用了有关森林、草原和农田面积的更为可靠的资料。Schroeder 把全世界陆地总面积上的一些数字计算如下:

碳	木 二氧化碳	干物质
$13 \times 10^9$ 吨	$48 \times 10^9$ 吨	$28 \times 10^9$ 吨

他的数字以粗糙而肤浅的地理分类为基础。生产量数字的进一步精确, 尚有待于植物地理学家第一幅植被图的完成。

### 1930

在这一时期可能是从 19 世纪末 Drude 开始, 以后就广泛地利用了 Brockmann-Jerosch (1930) 的地形图。不同植被单位的资料一旦可以利用, 就可以根据这些植被图进行生产量计算。对世界生产量最晚的计算, 包括最近的计算, 都是以地形构成的植被单位的面积为依据的 [见 Lieth, 1964; Whittaker 和 Likens (在 Whittaker 著作中, 1970); Golley, 1972]

1937

Schroeder (1919) 的陆地生产量数字被地球化学家 Noddack (1937) 更正后, 一直在综述和课本中沿用到 1965 年。Schroeder 首先明确地提出了有关海底藻类的资料, 但对于浮游生物则未敢提出任何数据。水体结合碳总量估算为  $28.6 \times 10^9$  吨/年, 是 Noddack 和 Komor (1937) 首先提出的, 但它仅为一种意见而并非根据坚实的数字。

1944 - 1959

仅在最近 30 年内, 水体生产量才大大引起了人们的兴趣, 在一个短时期内, Riley (1944), Steemann Nielsen (1954), Steemann Nielsen 和 Aabye Jensen (1957) Fleming (1957), Fogg (1958) 和 Ryther (1959) 都提出了一些数据, 同时, Gessner (1959) 曾进行过概括 (亦见本书第 8 章)。

1960

Müller (1960) 在一篇广泛的综述中总结了到当时为止对世界生产量的估算数据, 并分别提出了他自己的估计: 陆地的净碳生产量的数据为  $10.3 \times 10^9$  吨和陆地加海洋的净碳生产量为  $25 \times 10^9$  吨。从 1960 年以来, 已提出了大量的数据, 但不必一一进行审订。如表 2-1A 概括了生产力方面必要的科学贡献, 表 2-1B 总结了一些最有意义的估计。

1964

图 2-1 表示了在一张地图中, 综合世界性的全部生产力模式资料的第一次尝试 (Lieth, 1964)。



表 2-1 第一性生产力认识的历史发展

A. 植物的物质和能量的代谢

年 代	来 源 <sup>a</sup>	代谢的类型			
		土壤	水分	空气	能量
公元前 384—322	Aristotle	×	—	—	—
公元 1450	Nicolai de Cusa (Cusanus)	×	×	—	—
1577—1644	van Helmont		×	—	—
1772—1779	Priestley, Scheele 和 Ingenhousz	—		×	—
1804	de Saussure		×	×	×
1840—1890	Liebig, Boussingault 和 Ebermayer	矿物循环	×	×	×
1886	Boltzmann	—	—	—	辐射能转换
在不同代谢类型中的现存问题:		矿物循环	水分平衡	气体新 陈代谢	能量功能

B. 每年全世界第一性生产量的估计

年代	来 源	不同的植被单位数	年生产量值 (10 <sup>9</sup> 吨)	评价种类
1862	Liebig	1	230—240	CO <sub>2</sub>
1882	Ebermayer	3, 仅限于陆地	90	CO <sub>2</sub>
1919	Schroeder	4, 仅限于陆地	13	C
			48	CO <sub>2</sub>
			28	干物质
1937	Noddack	5	64	C
1960	Müller	5	25	C
1969	Whittaker 和 Likens	15	164	干物质
1964, 1968	Lieth, Junge 和 Czeplak	无 <sup>b</sup> , 仅限于陆地	32—44	C
1972	本书	20	155—180	干物质
			687	卡数
			70	C
			257	CO <sub>2</sub>
1975	Rodin, Bazilevich, 和 Rozov	106, 仅限于陆地	172	干物质

### C. 世界生产力的图示

年 代	来 源	图式的区域	图式的种类
1955	Sverdrup	海洋	C
1957	Fleming	海洋	C
1957	FAO 的小队 (见 Gessner, 1959)	海洋	C
1956	Patterson (见 Lieth, 1962)	森林地区	C(干物质, 卡数, CO <sub>2</sub> )
1964	Lieth	第一张世界图	木材的材积
1965(1966)	Rodin 和 Bazilevich	陆地	矿物循环, 干物质,
1968, 1970	Bazilevich 等	陆地	矿物循环, 干物质,
1971	Lieth, Zachringer 和 Berryhill (见 Lieth, 1972)	陆地, 第一张计 算机成图。	C(干物质, 卡数)

a: 1900 年以前的文献常是引自第二手的文献中, 所以未列入参考文献中。

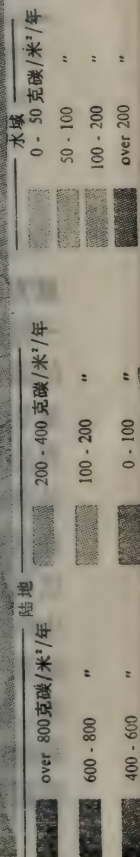
b: 引自 1964 年 Lieth 的地图模式。

## IBP 及其成果

对于生产力研究史的评论着重指出了三个方面: 第一, 生产量方程式的发展已经勾绘出来了, 即与光合作用的关系以及对第一性生产力的控制。该方程式于上一世纪已完成, 但影响生产力的因素现在仍然在进行定量的研究。第二, 已经看到了世界生产量估计的更加精确和趋同。Liebig (1882) 曾经从他假定的代表世界生产量单位的一个群落外推。Schroeder (1919) 划分了四种陆地群落类型, 但现在的估计是以 20 或更多的植被类型为基础的。在这些结果中有令人鼓舞的一致意见。我希望我是不偏不倚地在这里提出, 一些已有的主要的估计——地球陆地植被的净第一性生产量的  $100-125 \times 10^9$  吨干物质和  $425-530 \times 10^{18}$  卡的有机能量——应该细致地修正, 但不作大的修改。有关这些数据的估算, 在第 8 章中是对海洋的叙述, 第 9 章是对内陆水体和第 10 章是对世界主要植被型 (Vegetation formation) 的划分。上述各章中还叙述 IBP 建立以后有关的世界生产力估算的历史。

[王业莲译]







## 第二篇

### 生产力测定方法

近十年来评价第一性生产力的方法逐渐有所发展,从直接收获所生产物质进展到研究设计测定气体交换甚至与生产过程参数有联系的相关模型的程序。第一性生产力的估测从未取得比  $\pm 10\%$  更为精确的结果,而对比和总结有时受到不同技术所引起的不同结果的影响。用于编纂第 3 章和第 4 章内报道的生产力资料的主要方法如下:

### 用于评价水域生产力的方法

气体交换(明瓶与暗瓶)法

$^{14}\text{C}$  摄入法

$\text{O}_2$  或  $\text{CO}_2$  的白昼曲线法

叶绿素与光照关系法

### 用于评价陆地生产力的方法

收获技术法

结构和组成分析(维量分析)法

气体交换法

植被类型相关法

### 水陆兼用的方法

产量统计法

环境参数相关法

燃烧值测定法

第 3 章的生产力图表涉及到评价一定单位生产力最常用的技术。

对技术的描述使读者能判断不同方法的局限性。仅对生产量研究结果感兴趣的读者,请浏览或选读有关各种方法部分。我们将在此篇中详尽地说明我们所得结果的依据,并使之成为有用的总结和参考性资料。

【肖前柱译】

### 第3章 评价水域第一性生产力的方法

Charles A. S. Hall 和 Russell Moll

本章是测定水域内“第一性生产力”最常用方法的简介和比较。希望读者也参阅 Doty (1961)、Goldman (1969)、Vollenweider (1969b)、Wrobel (1972) 和 Wetzel (1973) 的综述。

用于测定第一性生产力的不同方法往往是测定其不同的过程,最明显的情况是总生产力和净生产力之间的差别。然而还有更微妙的问题,例如虽然都使用同样的名称来描述,但用  $^{14}\text{C}$  同化法测定的“净生产力”与用自由水的氧技术测定的“净生产力”是很不相同的。图 3-1 是试图以光合作用过程模型来澄清这种情况;标出的途径在本章全部加以采用。使用的符号是 H. T. Odum (1967) 提出的。

我们可以追随一个人射光子中所含能量的转移途径:起初入射光子(图 3-1 中之 A)击中叶表面或植物细胞壁。光子中所含的某些能从叶表面(B)反射出来,而其余的大部分能量则被叶绿体中的叶绿素捕获。入射的能是在叶绿素分子内部以正常轨道上电子跃迁到较高能级轨道这种方式被捕获的。这种能量然后用于裂解水分子。游离氧(C)被释放出来,而氢离子则可用于最后糖的生产。从光子上捕获的初始能量用于还原一个循环系列的有机化合物(因而是供能),供能化合物则依次被氧化。能量终于作为 ATP 被贮存起来,并且能量以这种形式用于生产高能有机化合物。

捕获的能量然后以 ATP 形式用于合成糖类和其他有机物;这一过程的能量耗量以途径 E 为代表,卡尔文氏循环 (Calvin cycle) 中使某些中间产物(羟基乙酸)在过氧化物酶体( Peroxisome)中被氧化的光呼吸作用则表示为途径 F。在  $\text{C}_4$  植物中,由于海绵组织 (me-



sophyll) (该处产生 4 碳酸并且释放氧)和维管束鞘(该处发生卡尔文氏循环并具有微小或不具有光呼吸作用)中具有分离的叶绿体,其氧化作用减低或被阻止。在一般的  $C_3$  植物中发生光呼吸作用,使这些植物的总第一性生产力的定义又复杂化了。然而,由于光呼吸并不释放对植物有用的能量,它似乎是无意的氧化,我们在总第一性生产力的定义中已排除了它。生产量的测定一般不能测定光呼吸,因为光呼吸中  $CO_2$  和  $O_2$  的周转快而又无固定了的碳累积。

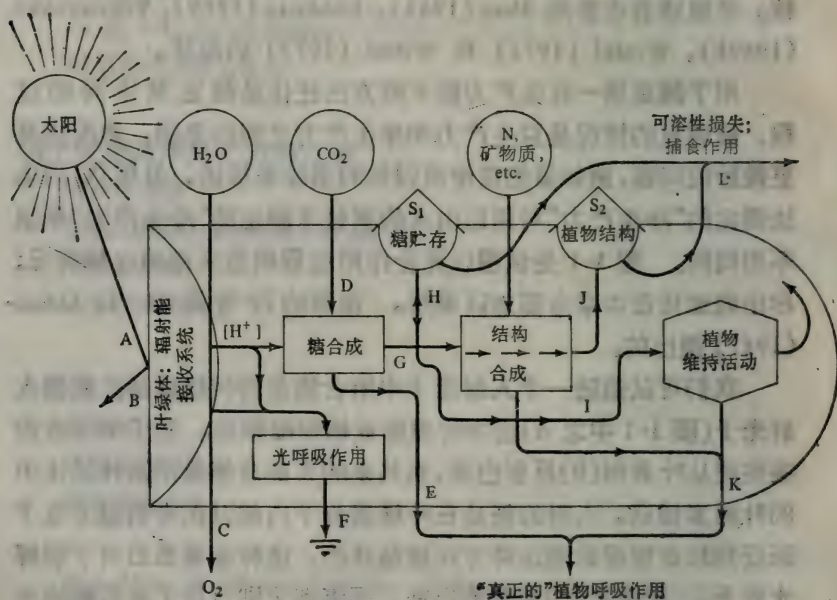


图 3-1 水生生态系统中代谢作用和生产力的图解

A, 入射太阳光; B, 反射太阳光和在叶面直接转化为热能的太阳光; C, 用氧释放法测定的总光合作用; D\*, 被固定的总碳量(常被看作总光合作用); E, ATP 能转化为糖能过程中损失的能量; F, 光呼吸作用( $C_3$  植物中不可避免的氧化); G, 被固定在糖中的总能量; H, 以糖( $S_1$ )形式贮存的能量; I, 先由光合作用固定然后用于植物维持活动的能量(向左指的箭头表示某些能量出现“逆流”); J, 以结构物质( $S_2$ )形式贮存的能量; K, 结构合成与植物维持活动过程中转变为热的能量; L, 以可溶性有机“渗出物”或被食草动物食用而损失的能量; M, 生物量的变化  $= \Delta S_1 + \Delta S_2 =$  现存植物的净生产量; N, 净生产量  $= L + M$ 。

\* 原书为  $O_2$ , 但据上下文显然应为  $D_0$ 。——译者注

正常情况下总第一性生产力是通过观察光合作用中  $O_2$  释放或  $CO_2$  摄入来测定的。由于在田间预先准备可测定的光合作用过程中的第一步是测定  $O_2$  的生产量,并对同时发生的呼吸作用作适当的修正,这通常被认为是测定总生产力的最佳手段。 $CO_2$  摄入也容易在野外测定,因而在作了呼吸修正后,它被认为是总生产力,这是言之成理的。产生的氧和耗用的二氧化碳之比是光合商(photosynthetic quotient),并且是植物所生产的糖、脂肪和蛋白质相对量的一种反映。

碳和能量一旦被固定为糖,糖就可以贮存起来(途径 H),用于构成植物结构组织(J),或用于植物组织的各种各样的维持机能(K),包括形成糖和植物结构(E和I)所消耗的能量。我们可以把除光呼吸作用外的所有的耗氧活动,认为是“真正的”植物呼吸[我们称之为植物呼吸作用(phytorespiration)]。于是净生产量定义为植物总生产量与真正的植物呼吸量之差。净生产量包括植物生物量的变化,也包括损失在周围环境中的微粒状或可溶性有机物以及被食草动物吃掉的有机物质。最后这两类是某些生产量测定法中被遗漏的,以途径 L 表示。表 3-1 列举了对生产力研究有用的一些换算值。

## 测 定 方 法

自由水(free water)法、原位培养法(*in situ* incubation)和船上培养法(shipboard incubation)的比较

在新陈代谢充分集中的地方,典型情况是集中在深度不及 5 或 10 米或矿质营养丰富的较深水中,水生环境中  $O_2$  和  $CO_2$  变化就在水体本身内可用温(Winkler)氏氧测定法、 $CO_2$  的气相色谱测定法或常规标度的 pH 计将足以准确地测定。在这种方法中,“自由水”样品是直接在水介质中取得的,而  $O_2$  或  $CO_2$  浓度随时间进行比较。在正常状态下,由于自养生物的光合活动, $O_2$  的浓度在白



昼增加,但由于所有好气性有机体的呼吸作用  $O_2$  浓度在夜间则下降。 $CO_2$  浓度的变化与  $O_2$  相反,白昼下降而夜间上升。因为 pH 是与  $CO_2$  成反比的( $CO_2$  在水生环境中将与水化合而成碳酸,并将轻度解离而使 pH 降低),pH 与  $O_2$  相同白昼上升而夜间下降。因此水介质就象一只巨大而完全的天然钟罩,截住了被释放的代谢气体,并且对所吸收的数量提供了方便的测定方法。

自由水法避免了封锁有机体而带来的误差;但是自由水法却带有因扩散(空气与水之间的气体交换)而产生的误差。对此可以作合理的校正,但是测定扩散的技术实质上比测定气体浓度的那些技术难得多。自由水法可以测定全部水生群落包括浮游、底栖和远洋成分的新陈代谢,而瓶装法只能测定浮游或底栖群落。自由水法已经发展到适用于  $O_2$ ,  $CO_2$ , 叶绿素和计数技术,但不适于  $^{14}C$ 。原则上,任何上述方法都可用于瓶装测量,但是实际上,瓶装法一般只限于  $^{14}C$  和  $O_2$ 。

大部分以 Gaarder 和 Gran (1927) 的工作为依据的原位法,对实验加以了较大的控制,可以较精确地测定,而且对  $^{14}C$  法以及代谢气体法都适用。当有机体被隔离在瓶内时可能产生某些误差。自然界的湍流(turbulence)对新陈代谢具有刺激作用(Westlake, 1967; Olinger, 1968; Mann 等, 1972),因为它不但提供了在局部地区可能被耗尽的原料,而且带走了废物,或是由于某种未知的过程。Mann 用一种与桨轮(paddle wheel)相似的装置在水内旋转水瓶,发现了湍流作用,他在这个实验中使其样品的生产力提高了 30%。这可能是或可能不是一般的情形。Schindler 等(1973b)发现  $CO_2$  的扩散局限性使瓶装法得出错误的估计。

另一误差是把浮游群落隔离在瓶内由玻璃的表面作用而引起的(参阅 Jannasch 和 Pritchard, 1972)。玻璃可能产生各种各样基本上未确定的作用,因为玻璃是细菌或某些藻类的良好基质。在不同瓶内悬挂不同数目的玻璃片进行一系列生产力的估计就能很容易地研究这个问题。那么,如果发现代谢率有差异,对于原先没挂玻璃片的水瓶的估计,可以按一个瓶内壁玻璃的面积加以校正。



表 3-1 一些对研究第一性生产量有用的近似值<sup>a), b)</sup>

由(克)	换算为	应乘以	参考文献
代谢 O <sub>2</sub>	代谢能(千卡)	3.5	Brody (1945)
干重	干卡	3.3—4.9	Cummins 和 Wuycheck (1971)
干重	碳(克)	~0.5	E. P. Odum (1971)
		~0.45	E. P. Odum (1971)
代谢 O <sub>2</sub>	代谢有机物(克)	~1.0(取决于光合商)	本书第 15 章
代谢 O <sub>2</sub>	代谢 CO <sub>2</sub> (克)	1.38(如光合商=1.0)	H. T. Odum 和 Hoskin (1958)
			根据分子量

a) 对于较特殊的处理,应查阅原始参考文献,或对于精确的工作,进行适当的野外与实验室研究。亦可参看 E. P. Odum (1971) 与本书中的表 5-3。

b) 光合作用与呼吸作用的基本方程:



或按 E. P. Odum (1971) 所提出来的:

$1.3 \times 10^6$  千卡辐射能 +  $106\text{CO}_2$  +  $90\text{H}_2\text{O}$  +  $16\text{NO}_3$  +  $1\text{PO}_4$  + 矿质元素  
=  $13,000$  千卡势能含于  $3258$  克原生质中 ( $106\text{C}$ ,  $180\text{H}$ ,  $46\text{O}$ ,  $16\text{N}$ ,  $1\text{P}$ ,  
 $815$  克矿质灰分) +  $154\text{O}_2$  +  $1,287,000$  千卡扩散的热能(99%)

这个方程是以植物原生质的元素比例为依据的平均值,并且考虑了光合作用的最终产物不是简单的糖而是各种各样的有机物这一事实。

我们怀疑,这可能本来是无足轻重的,但是就我们所知,至今还未测到过。每天取样前应进行酸性灭菌或水瓶清洗以大致消除由细菌引起的麻烦。

如果采用瓶装法,样品必须在接近于自然群落的条件下培养一定时间。这一般是在原位法中采用,即把样品重新挂回浮标上并保持采样时的深度。在理论上,其优点是保持了自然群落所经遇的条件;总之,它排除了不同光照状况的垂直混合。根据 Fee (1973a, b)的意见,另一缺点是原位法实际上并不具有预见性的价值,因为有很多未曾测定而又在变化的参数,例如光。

行船是十分费时间的,而且还因为在受控制的光照、温度或营养条件下同一天内就采到很多样品得到大量的信息,因此原位法过程中,要有一种取代方法,那就是建立船上培养器或实验室培养器。培养期内,这些水瓶被保持在原位所测得的相同温度和光照

强度或其他某种标准条件下的水浴内(参看 Goldman, 1967; Fee, 1971, 1973a, b)。如果后者得以成立,则来自不同区域或处在不同日照强度的样品的潜在生产力就能加以比较了。Saunders (1962) 和 Fee (1973a) 发现原位法的生产力估计和船上法是密切相关的。塑料袋 (McAllister 等, 1961) 和柔软的塑料柱对这一课题倒是一种有趣的改变, 这样可使某些环境湍流传递到培养袋中 (Bender 与 Jordan, 1970)。让塑料袋在河中随波逐流而下, 每隔一小时采取氧气样品, 总是饶有趣味的。

无论对于袋或瓶, 都由于材料吸收光而造成某些误差。这也许可以这样校正: 把代表性样品培养在双层玻璃或塑料器中, 随后从仅用单层培养作出的估计中减去单层和双层培养的差数。更简单的代替办法是, 可以测定由单层玻璃所减弱的在光合作用上重要的那一部分光照, 并且以这个量校正原有的测定值。总之, 无论是用瓶装法或自由水法, 应用统计方法都是重要的 (Cassie, 1961)。

## 气体交换法

**明瓶和暗瓶法** 明暗瓶氧气法简单而多用途, 能同时测定光合作用和呼吸作用。这种方法可以结合自由水  $O_2$  估计用于区分关系到整个系统新陈代谢的浮游群落的相对价值 (Day 等, 1973)。

为了进行一组明暗瓶  $O_2$  的估算, 要准备三只通常各为 300 毫升的生化需氧量 (BOD) 玻璃瓶。其中二瓶保持透明, 另一瓶漆成黑色, 缠上黑色电工胶布再裹以铝箔使之成为“暗”瓶。三瓶均装满供试水样 (含浮游生物群落), 而且每瓶应各溢灌三次以消除空气的沾染。取二只玻璃瓶, 一为明瓶, 另一为暗瓶, 悬挂在水里无遮荫的浮标上, 其深度与采样时相同 (或代之以在船上培养器内), 为期 1 小时至半天。一般说来, 较短的时间会得出较精确的估计, 但增大了分析误差的干扰作用。第三瓶 (初始瓶, IB) 立即用 Winkler 试剂固定。其余瓶则在培养期后用 Winkler 试剂固定, 三瓶均滴定测  $O_2$ 。群落代谢可计算如下 (样品数据引自 Czaplowski



和 Parker, 1973, 为明确起见稍有修改;培养时间为 1 小时):

$$\text{净光合作用} = LB^* - IB = 8.40 - 8.05 = 0.35 \text{ ppmO}_2/\text{小时}$$

$$\text{呼吸作用} = IB - DB^* = 8.05 - 8.00 = 0.05 \text{ ppmO}_2/\text{小时}$$

$$\text{总光合作用} = LB - DB = 8.40 - 8.00 = 0.40 \text{ ppmO}_2/\text{小时}$$

当然,如果要求全天光合作用的真实景象,必须将该过程在不同深度重复若干次。Czaplewski 和 Parker 建议用氧探测器代替 Winkler 滴定,就可以处理大量样品而不降低准确性。

**自由水氧法或白昼曲线法** 自由水氧法对中等生产力或高生产力的水域是有用的,或者在某种情况下对深度不大的低生产力水域也是有用的。自从 1900 年代早期就已经知道水域内存在着氧的日变化(常称为白昼变化),但直到二十世纪五十年代中期由于 H. T. Odum 及其同事们的研究,这套方法才得到发展或广泛应用。本法的依据是自然水域中氧含量的每天升降,这种升降经过适当修正与栖息在水域内有机体的光合和呼吸活动是成比例的。水域本身起着巨大培养瓶的作用,并且排除了以上所讨论的许多“瓶装”估计问题。这里主要的缺点是:(1)在寡营养水域中敏感性不足,(2)扩散修正值不定,这对于浅水或有湍流的或兼有两种特点的水域是特别重要的,(3)这种方法只测定整个群落的总代谢(如果只对浮游生物成分感到兴趣,就是一种缺点)。另一缺点是如果没有自动记录装置就必须整夜留在现场。

**测定水内氧浓度** 水内氧浓度一般是用 Winkler 方法测定的 (APHA, 1971),或者是用大多数科学供应公司所供应的电流探测器测定的。Winkler 瓶法费用不多,且不易受误差影响,特别是由缺乏经验的研究人员操作时更是这样。这种方法仅仅用一种“抗扩散塞”(antidiffusion cork)或用双孔塞和两根玻璃管,一根穿

\* LB——light bottle 明瓶; DB——dark bottle 暗瓶。——译者注



到 BOD 瓶底而另一根则只穿过瓶塞的类似装置。这将排除瓶在充满水时与大气间氧的交换。如果瓶在充满过程中仍有可疑的扩散误差,则附带抽吸泵的一套这种瓶子可以排除这个问题。一种湖沼学采样瓶,例如 van Dorn 瓶,可用作代用品。当用 van Dorn 瓶向 Winkler 瓶灌注时,应三次使水样由 Winkler 瓶溢出。关于氧采样的其它考虑,参见 Carpenter (1965a, b), Efford (1968), Strickland 和 Parsons (1972)。

电流探测器的费用是昂贵的(500—1000 美元或更多),而且可能受到潮流的影响和干扰,因为所有的电流探测器同时也是温度探测器,其结果必须是代数的温度补偿,除非所用探测器是有电子补偿特点的。将探测器(温度、氧、如果有的话,和温度补偿)在室温条件下浸入装有已知氧浓度的水的密封瓶内即可测定(和已校正的自动温度补偿值)其补偿值。然后将瓶放入冰浴内冷却并且不时记录其温度和氧。如果氧探测器是正确温度补偿的,那么当温度变化时氧读数不应该有变化。如有变化,则探测器补偿不正确或根本无补偿。可用以下算式进行修正:

$$O_c = O_u + \{t \cdot r[+ C \cdot (100 - S)]\}$$

其中  $O_c$  是已校正的氧值;  $O_u$  是未校正的氧值;  $t$  是测定  $O_u$  时的温度与校正温度的差(摄氏温度);  $r$  是 100 % 氧饱和时氧探测器每一度的变化率差;  $C$  是表明真实温度补偿值随读数偏离饱和状态而减少的比率的常数;而  $S$  为水的氧饱和百分率。换言之,接近氧饱和时校正线斜率大于  $2\text{ppmO}_{20}$ 。对已溶解氧必须作出这样近似的计算,以便能充分地校正温度补偿值,这些校正,可能是重要的,也可能是不重要的,但至少为了工作的精确度必须考虑到这些。对 Gulton 非温度补偿计所导出的校正曲线是

$$O_c = O_u + \{t \times 1.14 - [0.0086 \times (100 - S)]\}$$

这也许会成为很多非补偿仪器的近似值,但是对于一些坐标点应当加以核对。此外,校正曲线应进行非线性检验。在实践中,这些校正应当用计算机进行,或画出氧读数与在不同饱和值时温度的曲线群并在曲线图上用内插法校正。相比之下,良好的电子温

度补偿,例如用 Martek Model DOA 和其他现代设备,显然是合理的[亦参阅 APHA (1971) 所提出的温度和盐度校正值]。如果所有的样品都是在一至二温度范围内进行校正的,那么除了极端精确的作业外其它无须校正。

两站分析(two-station analysis) 对于流动水的光合作用和群落呼吸作用的最精确估计,可用氧分析的两站法获得(H. T. Odum, 1956; Owens, 1969)。两站分析的根据是,当一部分流水从河流的一个区域流到另一区域时溶解氧的实际变化,这两站之间理想的是大约流经 1 或 2 小时的均质环境。在纽约州北部由于森林的荫蔽作用,一条部分有森林的小河,仅仅几百米距离,我们已经发现了相当的氧率差。因此,界限分明地区的变化是能测定的,而变化率则根据某一水团的氧浓度和该水团一、二小时后的氧浓度之间的差加以测定。据 H. T. Odum (1956),以地区为基础的氧浓度变化如下:

$$Q = P - R + D + A$$

(每地区) (每地区) (每地区) (每地区) (排水)  
 (氧变化率) (总第一性) (呼吸率) (氧扩散率) (增长率)  
 (氧变化率) (总第一性) (呼吸率) (氧扩散率) (增长率)

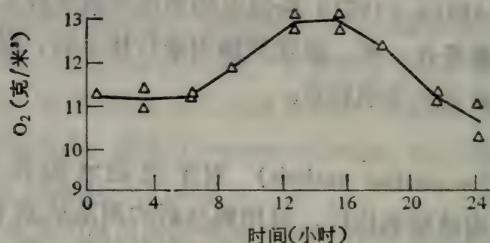
理想的是在  $A$  可忽略的地方选择一条河流。以深度  $z$  除上述单位,这些关系就被表示为体积或浓度单位,通常以小写字母表示。因而

$$q = p - r + d = \frac{Q}{z}$$

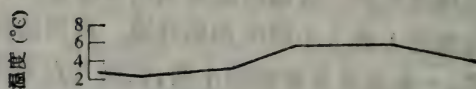
扩散常数  $K$  往往是按每平方米给定的,但是适用于数据的校正通常以每立方米表示,扩散常数必须换算:  $k = \frac{K}{z}$ 。扩散系数的应用将在以后说明。最好选取一段没有瀑布或急流的河流,因为它们使扩散较难于校正。

用两曲线法 (two-curve method) 分析代谢与下文所介绍的单站法是相同的,除了  $d$  图变化率是从上游站氧值减去下游站氧值

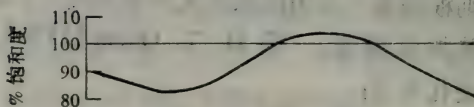
新霍普河水深 = 0.21 米  
 布莱克伍德站 1970 年 2 月 14 日 扩散常数 = 1.00 克  $O_2$ /米<sup>3</sup>/小时



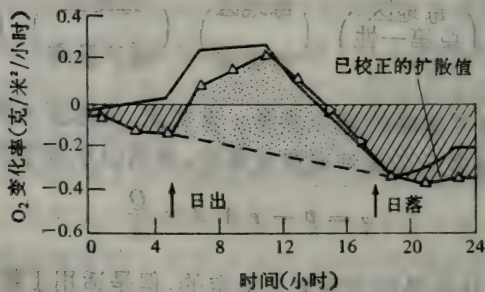
(a)



(b)



(c)



(d)

图 3-2 北卡罗来纳州新霍普河(New Hope Creek)上游单站群落代谢的典型分析。(a) 根据 Winkler 测定器测定的平均氧浓度。三角形代表单个样品。(b) 间隔 3 小时的温度。(c) 在取样温度时两 Winkler 测定器平均的百分率饱和度。(d) 未标记的线是氧浓度变化率(克/米<sup>3</sup>/小时)。带三角形的曲线描述氧通过空气-水界面扩散校正后的变化率。小点区表示以这些水样为代表的总光合作用。斜线区为总群落呼吸的估计。用面积仪测量这些区域的面积,或应用计算机程序。深度是抽样站以上 1 小时流动距离的平均深度(米)。(1 毫克/升 = 克/米<sup>3</sup> = 1ppm)



而得到之外，但上游站测定时间较早，间隔时间应等于水流从上一站流向下一站所需的时间。这可以在染料、一把盐以及传导计 (conductivity meter) 或一打桔子 (a dozen oranges) 进行测量。每种情况下都要求平均(总和的)时间。

**单曲线法 (single-curve method)** 由于数理逻辑 (logistics) 或时间的考虑，两站法往往对流水是不能实行的，况且它除了在研究空间变异必要外，在静水中是不需要的。在很高产的和/或贫瘠的混合池塘内空间变异可能很大。在流水中，上游和下游的日变曲线是相似的，可以用单站曲线作为两站分析的近似值 (H. T. Odum, 1956)。这种方法假定在一站测定的氧浓度将等于同时在上游用于计算的距离(约 1—2 小时)相等处取得的样品。Hornberger (未刊稿, 1974) 发现单曲线分析和双曲线分析对弗吉尼亚州的一条河流一般都得出类似的结果。用这种方法估计河流代谢的基本步骤是用温 (Winkler) 测氧法或电流探测器，带记录器或不带记录器，从午夜开始每 2 或 3 小时在野外测定氧和温度。然后将数据作图(图 3-2a, b)。

如果在所研究的水内没有生物活动或化学活动，将仅有因温度变化影响饱和值而引起的全天氧浓度变化。氧浓度全天均处于实际饱和状态。然而生物呼吸作用昼夜都有使水内氧下降的趋势，而绿色植物的光合作用则在白昼使氧增加。因此产生了具有特征的氧曲线，白昼上升而夜间下降，而且后半夜当扩散入河流的氧量等于有机体呼吸所消耗的氧量往往使氧下降不那么快(图 3-2)。

下面是对校正后变化率曲线上某一点的样品计算(图 3-2d)：

图 3-2 内上午 9:00 时的变化率点：

- |                  |         |            |
|------------------|---------|------------|
| 1 上午 10:00 时的氧浓度 | = 12.25 | 依图 3-2a    |
| 2 上午 8:00 时的氧浓度  | = 11.70 | 依图 3-2a    |
| 3 = 1 - 2 差数     | = 0.55  | 2 小时       |
| 4 每小时变化率         | = 0.27  | 绘于图 3-2d 内 |

5=4+6 扩散校正后的变化率  $\approx 0.18$  绘于图 3-2d 内  
(用三角形表示)

对上点的扩散校正值:

$$d = k \times SD$$

总扩散氧等于扩散常数乘以饱和差。

样品:  $0.09 = 1.00 \times (100 - 91) \times 0.01$

单位: 克  $O_2$ /米<sup>3</sup>/小时 = (克  $O_2$ /米<sup>3</sup>, 小时, 大气压)  $\times$  (大气压)

换言之, 上午 9:00 时扩散入水的氧量是水内无氧时而进入水中的氧量乘以饱和差 (100% 饱和度减饱和度观察值)。这必须乘以 0.01 以便由百分数变为比值。百分率饱和度决定于氧观察值/该温度下由标准表查得的氧饱和浓度 (即 Carpenter, 1966; Churchill 等, 1962; APHA, 1971)。我们采用 Churchill 等 (1962) 的数字, 这些数值, 如果没有其它问题, 是已发表其它数值的居间值。

当从上午 1:00 时起 24 小时内每隔 2 小时 (午夜 12:00 时至凌晨 2:00 时) 反复进行上述程序并绘图时, 那么全天的代谢通过对图 3-2d 中的斜线区和小点区求积分即可计算出来。应用于大湖泊则参见 Manny 和 Hall (1969)。这显然是极为繁重的任务, 如果要绘制许多这样的曲线, 则适当的计算机程序是非常有价值的。

Welch (1968) 提出了一种简化的代替方法, 即每天只使用二台 Winkler 测定器而不是用九台或更多台。应当指出, Welch 所建议的两台 Winkler 测定器所需的时间并不是所有情况都适宜的。建议首先测定每天的最大和最小氧浓度, 然后将这些时间用于计算。扩散可以用两点的平均氧饱和度作大致的估计。但我们宁愿采用每天九个点的方法。

**白昼呼吸校正法** 用本方法或者该方面的任何野外技术在白昼测定实际呼吸是不可能的。为了克服这种困难, 则假定白昼呼

吸等于夜间呼吸。如图 3-3a 中在变化率曲线上平均夜间呼吸率处的直线,起初可被认为是白昼呼吸的近似值,本方法的进一步改进 (H. T. Odum 和 Wilson, 1962) 考虑了白昼呼吸的多变性,因为它在温度和氧的水平较高的白昼终点较大。所以从变化率曲线上黎明前低点到日落最低点所作的斜线 (图 3-3b) 可能是自然界发生的较为实际的情况。根据作者所考察的许多环境而言,大多数 24 小时氧曲线的日落后变化率点低于黎明前点,说明后半天呼吸作用较大。

进一步的研究 (Sollins, 1969; H. T. Odum 等, 1969) 已经指出由于较高的氧水平和光呼吸作用白昼呼吸是相当高的。因此实际白昼呼吸曲线可能如图 3-3c 和 3-3d 所表示的那样大大地下

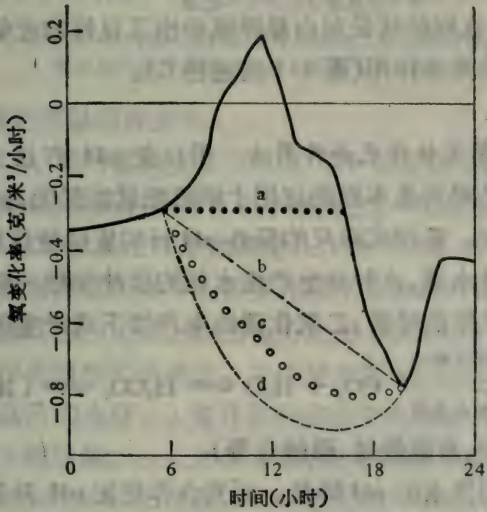


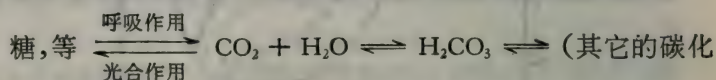
图 3-3 以北卡罗来纳州新霍普河数据为依据的代表白昼呼吸的曲线。曲线 a 表示夜间平均变化率水平上的白昼常量呼吸 (H. T. Odum 和 Hoskins, 1958); 曲线 b 代表多变的夜间变化率 (H. T. Odum 和 Wilson, 1962); 曲线 c 表示与氧浓度成比例的呼吸的假定值 (Sollins, 1969); 而曲线 d 是对光呼吸作用校正的假想图 (H. T. Odum 等 1969)。引自 1968 年 10 月 4 日新霍普河伍德布里奇 (Wood Bridge) 站的校正变化率曲线。曲线 b 所代表的白昼呼吸被认为是可用的合理的近似值



降。这种氧消费显然由于同一时刻的光合作用产生了较大的氧量而得到补偿，如同水内氧水平白天上升一样。所以白昼的群落代谢可能比夜间大得多。然而，直到光呼吸作用的某些适当的测定方法可以在野外采用以前，用一根直线将黎明前点与日落后点连接起来至少是客观的而且可能是对所有群落呼吸的最小而又合理的估计方法。

Kelly 等 (1974) 已提出对 Odum 的基本自由水法的最新改进。这种方法是应用傅里叶级数 (Fourier series) 相配合的两站间氧的差异导出的连续函数以及由光的零截距对净生产力曲线导出的白昼呼吸估计量。虽然对这个方法作全面的分析为时尚早，但据初步结果看来是很有希望的。该论文提出了颇为有力的论点，指出白昼呼吸并不象图 3-3c 或 3-3d 那样真正下降，因而图 3-2a 或 3-2b 这样的线段对白昼呼吸给出了良好的近似值，自由水氧方法得出总光合作用(图 3-1 的途径 C)。

由 pH 变化估计代谢作用法 用日变 pH 方法 (Beyers 等, 1963) 或者是将其基本原则应用于明暗瓶就能轻而易举地进行群落代谢的测定。延伸式标尺的野外 pH 计的发明使这种方法容易应用于寡营养水域, 这时非生产性水域的缓冲作用一般是很弱的。通过生活有机体的呼吸, 二氧化碳的生产按下式产生碳酸:



合物、重碳酸盐、碳酸盐等)

这样呼吸作用使水的 pH 降低, 而光合作用使 pH 升高。在整个 24 小时,  $\text{O}_2$  和 pH 曲线具有相同的形状。因为天然水域中各种碳化合物的相互作用是极其复杂的并且受到未知的缓冲作用的影响, 事先调整 pH 以及所生产或利用的  $\text{CO}_2$  量是非常困难的。然而, 这种关系凭经验就可用已知  $\text{CO}_2$  浓度的蒸馏水滴定试验水来确定 (Beyers 等, 1963)。以  $\text{CO}_2$  饱和的蒸馏水对新霍普河水样滴定见图 3-4。只要水的缓冲能力不变, 一条 pH- $\text{CO}_2$  曲线对

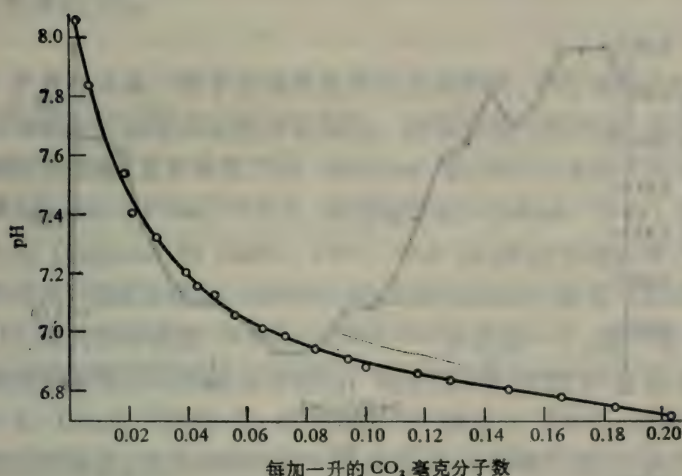


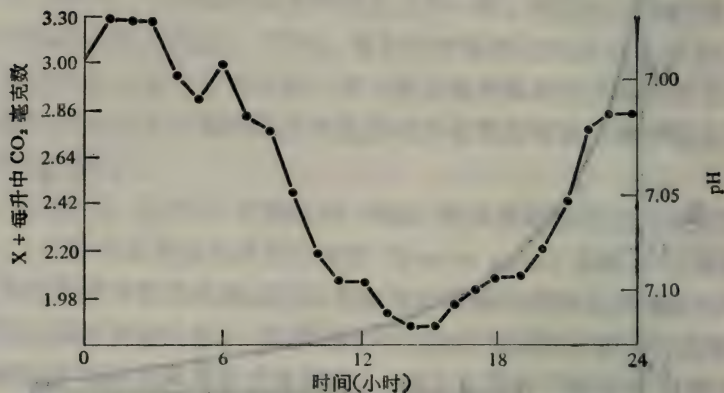
图 3-4 对代谢研究的新霍普河水的二氧化碳滴定。  
横坐标代表开始滴定时所加水样中的二氧化碳

于代谢的测定可以用许多天。

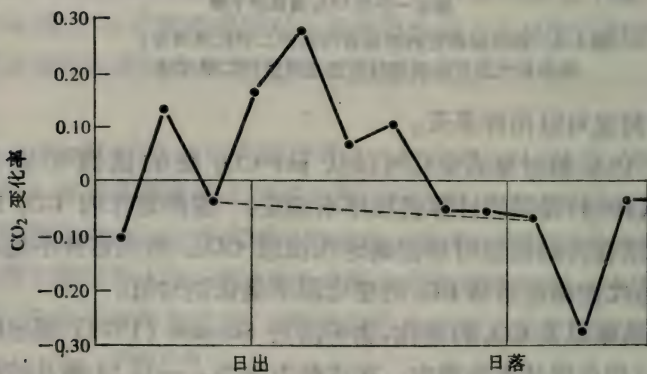
水内  $\text{CO}_2$  相对量的变化可以从  $\text{pH}-\text{CO}_2$  图的读数和应用 Beyers 等(1963)提供的计算机程序来测定。要测定水内  $\text{CO}_2$  的绝对值要求在开始滴定时单独测定几次总  $\text{CO}_2$ 。然而这并不是必要的,因为代谢测定是依  $\text{CO}_2$  的变化而不是依绝对值。

总无机碳以及  $\text{CO}_2$  的变化,也可以用 Stainton (1973) 提出的注射器-气相色谱技术来测定。在这种方法中,一只 50 毫升的注射器装 20 毫升的水样,1 毫升将所有的无机碳酸盐变为  $\text{CO}_2$  的稀硫酸和 29 毫升氨。一旦达到平衡,就分析氨以求  $\text{CO}_2$ 。这种方法对腐殖水(Schindler, 未刊稿, 1974)是比较可取的并且应对照 pH 方法加以检验。

一旦  $\text{CO}_2$  变化为已知,则总生产量和呼吸量就可用估计氧的相似程序进行估计。图象由 24 小时内水中  $\text{CO}_2$  相对量构成的(图 3-5)。  $\text{CO}_2$  浓度的一阶导数作图为负函数使其结果与氧数据相一致,当然它们的形式是相反的。白昼呼吸是按前节所讨论的方法估计的,而总光合作用和呼吸作用是在为求氧而讨论的同样面积



(a)



(b)

图 3-5 根据 CO<sub>2</sub> 变化测定水域生态系统  
(北卡罗来纳州, 新霍普河) 代谢的技术表示 24 小时内的  
pH 和 CO<sub>2</sub>(a) 和变化率(b)

上进行积分而测定的。图 3-5 为样品的测定。对本例未进行扩散校正, 但是结果 (总生产量 = 1.33 克/米<sup>3</sup>/天; 呼吸量 = 2.0 克/米<sup>3</sup>/天) 与同一天氧的估计值 (1.5 与 2.2 克/米<sup>3</sup>/天) 十分一致。这一方法的扩散校正可用与求氧相同的方式进行, 而且扩散常数也可以应用 Graham 定律以测定氧的那些常数来估计。水内 CO<sub>2</sub> 分压的测定在 <sup>14</sup>C 方法中考虑。这种方法能给出总光合作用量 (图



3-1 的途径 D)。

**扩散校正法** 为了准确地使用自由水的氧、 $\text{CO}_2$  或 pH 方法, 进行准确的扩散校正是绝对必须的。建议采用下列方法: (1) 对于湖泊和池塘, 放射性氮方法 (Emerson 等, 1973); 直接  $\Sigma\text{CO}_2$  方法 (Schindler 和 Fee, 1973); 垂直柱状法 (Juliano, 1969) 或圆顶方法 (Copeland 和 Duffer, 1964; Hall 等, 未发表的述评); (2) 对于江河, 预估方程法 (predictive equation method) (参见 Thomann, 1971); 或转移平衡法 (Owens, 1969——顺便提一下, 氮气看来对亚硫酸钠脱氧作用是较适用的)。用来校正扩散的白昼曲线法 (H. T. Odum, 1956; H. T. Odum 和 Hoskin, 1958) 似乎引出了错误的高值, 因为夜间呼吸不是常值, 而是傍晚时较高 (参见 H. T. Odum 和 Wilson 的评论, 1962,)。然而, 这个方法对于确立上限可能是有用的。应当记住每一体积的扩散与深度不象许多早期研究曾经假定的那样呈线性关系。扩散的测定和校正在可能的情况下都应在单位体积的基础上进行。这个时候, 需要综述所有的扩散方法和价值。

### **$^{14}\text{C}$ 法**

**技术的说明。**  $^{14}\text{C}$  技术对于测定低产水域内象公海浮游生物群落的生产力是很有用的 (Steemann Nielsen, 1952, 1963; Steemann Nielsen 和 Aabye Jensen, 1957)。这种技术的基本概念是在一个样品中加入重碳酸盐形式的相对整个样品是很少量的放射性碳 ( $^{14}\text{C}$ )。样品中的  $\text{CO}_2$  总量在培养前测定, 从而常态的  $^{12}\text{CO}_2$  与  $^{14}\text{CO}_2$  的比率可以测定。经过适当时期的培养后, 测定通过光合作用而结合到浮游生物中的  $^{14}\text{C}$  量。知道了  $^{12}\text{C}/^{14}\text{C}$  比率就可以测定培养期间光合有机体摄取的实际碳量。由于 Morris 等 (1971) 和 Schindler 等 (1972) 所作的改进, 使基本  $^{14}\text{C}$  法已能够测定颗粒状和溶解碳的生产量。

$^{14}\text{C}$  法的一个重要优点在于它的结果不依赖氧的释放, 这一

过程在被封闭的培养室内可能由于生产量与呼吸量的相互作用而显著的混淆不清 (Steemann Nielsen, 1963)。

用  $^{14}\text{C}$  测定生产力的主要缺点是甚至对最粗略的估计光合作用也需要许多昂贵的设备。这些包括运用放射性材料的设备,使大多数研究人员不能在一次性或示范的基础上使用这种技术。但是,一旦具有适当设备,就能很容易地进行很多实验和合理的重复性培养(见表 3-2)。

$^{14}\text{C}$  培养的先决条件是在气密容器内有适当强度的放射性碳酸盐溶液。原来的放射性碳材料来自市场(通常 1—10 毫居里包装),稀释成标准溶液(通常 50—100 微居里/毫升),再稀释为所需要的适当强度的工作溶液,通常是 1—10 微居里/毫升。一种代替的办法是购买预制的所需适当强度的安瓿装  $^{14}\text{C}$ ,但是这种方法费用较高而且灵活性也较小。工作溶液的强度有赖于若干变量,包括浮游生物的预期光合活性。如果计划一次长期研究,就应当保持活动性很大的标准,由此可以按季节的适当要求进行稀释。加入培养室的放射性碳强度可容易地用简单公式确定 (Strickland 和 Parsons, 1972):

以微居里为单位所加入的  $^{14}\text{C}$  强度  $= R_i / (E \times U \times N)$

其中  $R_i$  是样品的每分钟计数(cpm)并且应当大于 1000,  $E$  是计数机的效率(这是有变化的,机器的说明书应提供合理的估计),  $U$  是每小时每立方米预先摄取的毫克碳(毫克  $\text{C}/\text{米}^3/\text{小时}$ ),而  $N$  是培养的小时数。因此只要添加较高强度的初始放射性碳就可能提高生产力测定的准确度。然而,有两种考虑是必须记住的。首先,使放射性保持在对环境安全的足够低的水平上(同一天内一个地点使用不得超过 1 毫居里)。其次,加入培养样品的重碳酸盐溶液的体积不得超过样品总体积的 2—3% (Strickland 和 Parsons, 1972)。用来配制标准溶液和工作溶液的溶液是由分析纯食盐和蒸馏水配成 5% W/V  $\text{NaCl}$  溶液的一种简单基本盐水 ( $\text{pH} \sim 11.3$ )。对该溶液每升加 0.3 克碳酸钠(无水  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) 和一粒 ( $\sim 0.2$  克)  $\text{NaOH}$  (Strickland 和 Parsons, 1972)。在配制用于淡水的溶液时应当用



表 3-2 用  $^{14}\text{C}$  技术研究浮游植物生产力通常所用的设备

125—300 毫升培养瓶：二明瓶和一暗瓶，暗瓶用油漆和乙烯基电工胶带遮光  
分散器：培养器内分开(至少 15 厘米)悬挂瓶子的金属杆或手柄

链、索或绳：在浮子的分散器上挂瓶子用

(上述各物可以用实验室用或船用培养槽、中性密度滤器以及冷却器所代替)

碳-14：预先稀释成正确强度的工作溶液

调剂注射器：Cornwall 自动型较为可取

室外温度计

塑料瓶：250 毫升，暗色的，适用于碱度、pH 和盐度

pH 计：野外或实验室(如果样品能迅速测定)

在足量 0.01N HCl 中的 100 毫升和 25 毫升容量吸管供测定碱度用。参见附录

玻璃皿：4—8 克容量，用来盛溶解有机碳(DOC)样品

压缩氮气或空气：使溶解有机碳(DOC)沸腾

25 毫米直径 Millipore 滤器(0.45)或类似的膜滤器

用于上述滤器的过滤装置(真空泵、侧口烧瓶、接通泵与烧瓶的玻璃管、烧制玻璃滤器座和塞、弹簧夹和滤器贮存库：这基本上是照 Millipore 获得的滤器而建造的装备，它比同时进行几次过滤更可取，在那种情况下许多装备可能要定做)

闪烁瓶：玻璃的类型适合于自动计数器

闪烁的混合溶液(Scintillation cocktails)：水溶性或甲苯底的或两者都有

闪烁计数器

相当少的碳酸盐和氢氧化物(Vollenweider, 1969b)。然后这种溶液根据上述公式计算的结果用于将放射性标准溶液稀释成适当强度的工作溶液。工作溶液随后被准确地分别注入(用注射器或自动吸管充注器)适当大小的玻璃安瓿(通常是颈部有预刻可折痕的 2 毫升中性玻璃安瓿 Neutraglas<sup>®</sup>)。再将安瓿迅速用氧乙炔焰或氢氧焰封口并静置冷却。安瓿被放在含酚酞的蒸馏水中并放在高压灭菌器内 1/2 小时。剔除因通过封口渗漏酚酞而变为粉红色的任何安瓿。

玻璃安瓿和工作溶液适当准备后， $^{14}\text{C}$  便以精确的已知量注入培养室<sup>1)</sup>。方法的要点是每次开始新的试验时都是等量的放射性

1) 制作热封安瓿的一种代用方法是用有螺旋盖的小瓶装工作溶液。螺口瓶装满后的处理与玻璃安瓿一样，即高压灭菌以防渗漏。



碳接触浮游生物 (Steemann Nielsen, 1952)。将精确量的  $^{14}\text{C}$  引入培养室通常用下列两种方法之一完成: (1) 用准确容量的注射器 (自动 Cornwall 型较为可取), (2) 将预充的小安瓿里的内装物全部倾入样品。后一种技术的缺点是安瓿必须准确地充满, 并且封口时液体毫无损失。然而, 水溶性闪烁混合液的出现两者中任一情况下均可核对样品中的放射性量<sup>1)</sup>。开始培养前抽出少量培养液并计算该液体的放射性, 这样可以测定样品中  $^{14}\text{C}$  的含量。对于用瓶培养测量生产力的任何方法, 必须特别注意不使浮游生物暴露在直射太阳辐射下而造成“光休克” (Mahler 和 Cordes, 1966; Wallen 和 Green, 1971; Morris 等, 1971)。这种“光休克”会引起正常光合作用过程的降解而大大地降低对生产量的估计 (Wallen 和 Green, 1971)。由于种种原因, 如果完全可能的话, 培养就应反复地进行。

在取水样进行培养时, 必须多取 200 毫升以测定样品内现有的  $\text{CO}_2$ 。样品内  $\text{CO}_2$  总重量在某些情况下是用一种碱性滴定测定的 (见表 3-2)。然而, 较好的总  $\text{CO}_2$  测定法是直接法, 例如气相色谱仪法 (Stainton, 1973)。此外, 水样的 pH 的测定必须在原位进行, 如果可能, 同时记载温度, 如果付诸于应用, 应确定盐度的近似值。

然后按测定的时间培养样品, 光合作用过程可通过注入 1 毫升中性的福尔马林或将样品放入黑暗中而停止。样品置于黑暗中以后当样品在光下过滤时能发生某些光合作用, 这是一个缺点。然而与注入福尔马林相联系的问题包括有: (1) 福尔马林被培养瓶的玻璃壁吸收, 这可能干扰以后的培养; (2) 杀死浮游植物能使细胞破裂而释出大量被固定的溶解的有机物, 它们通常该作为颗粒状生产量加以计算。在玻瓶培养的所有情况中 (明-暗氧和  $^{14}\text{C}$

---

1) 液态闪烁混合液是含水化学试剂的混合物, 当它与少量放射性物质混合时便产生荧光反应。闪烁混合液和一种样品在小玻璃瓶内混合并在闪烁计数器内测量放射性。与水混合的混合液是水溶性闪烁混合液, 它能在溶液内测定放射性。

瓶),必须用硼硅酸型(Pyrex)玻璃瓶,因为普通玻璃可能会使刺激高水平生产量的硅脱落。

在应用培养室的任何研究中,培养时期的长短显然对最终结果是关键性的(Steemann Nielsen, 1963; Hobbie 等, 1972)。以往的研究常采用 6、12 和 24 小时的经典培养期。然而,假定有足够的基质或减低氧的水平,样品中的细菌在培养室内将增长到较自然环境中更大的生物量。这种增大了的细菌群体在培养室内比在同体积的自由水中将具有较大的呼吸需要量。在大多数情况下短的培养期(2—4 小时)不会使细菌的生物量有显著的增长(Hobbie 等, 1972)。这是  $^{14}\text{C}$  技术的一种优点,因为明-暗氧法可能要求过长的培养期(Strickland 和 Parsons, 1972)。在沼泽、盐泽、小水塘和静水等细菌常存量通常是很高的地区中,对这种细菌-浮游植物相互影响必须特别注意。

对溶解  $\text{CO}_2$  低的水域必须格外注意,其中浮游生物可能会受  $\text{CO}_2$  的限制(Schindler 和 Fee, 1973)。这个问题也可以用短培养期使之减低到最小程度,这样浮游植物就不能耗尽培养室内可利用的  $\text{CO}_2$  了。在  $^{14}\text{C}$  生产力测定的所有情况下,必须进行 pH 和碱度的本底测试,借以测定培养前可利用的总  $\text{CO}_2$  量(Strickland 和 Parsons, 1972)。在怀疑受  $\text{CO}_2$  限制的区域,第二次测定培养室内剩余的  $\text{CO}_2$  将表明是否发生了潜在的  $\text{CO}_2$  限制。在本底  $\text{CO}_2$  低水平的这些情况下,必须应用特殊的技术使含有放射性碳的重碳酸盐载体不致因引入附加的二氧化碳而促进额外的光合作用(Nygaard, 1968; Schindler 和 Fee, 1973)。

制止光合作用后,就可以按两种方式中之一来处理样品。在使用这种技术的大多数情况中,样品通过膜质滤器(通常为 0.45 微米 HAMillipore 型)滤出颗粒性生产量并由滤器计数  $^{14}\text{C}$  的衰变而分成两份。在某些情况下滤器留下相当大比率的溶解有机物是肯定的,所以按滤器对生产量的估计高于单独按颗粒性生产量作出的估计(Nalewajko 和 Lean, 1972)。然而,也正是在这种情况下,这种技术低估了生产力,因为细胞内某些生产力已作为溶解的



有机物损失在水中( Schindler 等, 1972; Saunders, 1972; Stephens 和 North, 1971; Wetzel 和 Otsuki, 1973)。在这种技术的最新改进中, 样品内未利用的二氧化碳, 可用一小滴稀磷酸或盐酸使样品酸化( $\sim \text{pH} 3-4$ )或通入  $\text{N}_2$  或空气沸腾样品 5 分钟左右的方法来除去(Schindler 等, 1972)。然后过滤样品; 对滤过物(以及原来的颗粒状物)和滤液(含有以  $^{14}\text{C}$  标记的溶解有机物)都进行  $^{14}\text{C}$  的计数。两者的和表示为总生产力, 滤液计数表示有机物由细胞转入水中的损失率(对个别物种的应用参看 Stull 等, 1972)。为了实用的缘故, 滤过收获量并且只对滤过物计数的较老方法可能只用于生产量低的地区, 因为其溶解的部分可能不足以计量。

在测定颗粒状部分的放射性时应作出一定的努力来除去在滤器垫上已干而又未利用的  $^{14}\text{C}$  (为碳酸盐)。在  $\text{HCl}$  上“蒸”滤器是很容易做到的这一点的, 即将滤器和盛有  $\text{HCl}$  的广口烧杯一起在干燥器内放 2 小时。干燥器内  $\text{HCl}$  烟将所有的碳酸钠转变为  $^{14}\text{CO}_2$  而扩散离开滤器垫。液态样品中未利用的  $^{14}\text{C}$  用前面叙述的“脱去”法(使样品酸化并在样品中吹  $\text{N}_2$  泡)除去。脱去未利用的  $\text{CO}_2$  的这种方法均能用于任何液态  $^{14}\text{C}$  的样品。

现在可以随时测定样品特殊放射性了(参见 Jitts, 1961; Ward 和 Nakanishi, 1971; Schindler 和 Holmgren, 1971)。滤器垫上的颗粒状样品置于任何适当的闪烁混合液内。这些混合液或是由试剂配制的或是买来后要用甲苯稀释的浓缩剂。甲苯基闪烁混合液普遍地对干物质得出最佳结果, 将滤过物完全溶解而使浮游生物悬浮在混合液中(Pugh, 1973)。液态样品要求不同的闪烁介质使放射性水在闪烁混合液中充分混合。这些可与水混溶的混合液, 例如水溶胶(Aquasol<sup>®</sup>)也是购买现成的或者浓缩形式的。闪烁混合液的目的是使放射性物质悬浮在液体中, 以便当闪烁计数器将特殊的光束透过样品时使样品产生荧光。荧光量又有赖于样品中放射性的量。添加了 10.0 毫升混合液的样品, 盛在为闪烁计数器设计的小型闪烁瓶内。在所有情况下都应该用玻璃闪烁瓶代替塑料瓶, 因为已经发现 48 小时后塑料瓶很容易从含有  $^{14}\text{C}$  的闪烁



混合液中吸收甲苯。

象任何其他分光光度计装置一样，闪烁计数器每次使用均具有小的固有变异。因此，一空白(非放射性的闪烁混合液)和一预先测定了放射性的标准，应与样品一道计数，作为每天一批新的样品来计数。这一已知放射性的标准，通常是与闪烁计数器一道从商店买来的。

在计算最后结果以前必须考虑其它两个方面。因为每一批 $^{14}\text{C}$ 示踪元素都有所不同，而稀释度并不是恰好相同的，每次配工作溶液时 $^{14}\text{C}$ 进入样品后的准确活性都必须测定。是这样进行的：按正常方式向培养室加 $^{14}\text{C}$ 继而立即从培养室取一小样品并计算培养液的放射性而不脱去二氧化碳。这种亚标准是与已知标准一道计数的，从而确定进入培养室的真实放射性。每次配成一种新的工作溶液都应该对随机选出的四至五个安瓿执行这一程序。进入样品的放射性总量是确定的，而已知的标准其计数值是在测定放射性的一天进行测定的。所以每天有一批新的样品被计数，已知的标准也被计数，而已知标准的值的任何变化均被用来调整进入样品的放射性值：

$$\text{进入样品的放射性} = R_s/R_c \times S$$

其中 $S$ 是进入样品的放射性值(以前已经测定)， $R_s$ 是样品放射性被测定当天的已知标准的值， $R_c$ 是现在样品计数期间的已知标准的值。本质上，这仅仅是由于机器计数效率的逐日变异而对进入样品的放射性值的调整。

对 $^{14}\text{C}$ 计数作出的第二种修正，是由于 $^{14}\text{C}$ 是一种“软”发射体，它是以低能 $\beta$ 粒子形式辐射(Patterson 和 Greene, 1965)。因为这些 $\beta$ 粒子是低能量的，它们部分地被闪烁混合液吸收而悬浮于其中，这种称为“猝灭”的效应造成对任何闪烁瓶内放射性的低估。然而，这个问题可以这样修正：对一个或一个以上的已知放射性内容物的标准进行计数，然后调整由闪烁计数器得到的观察值配合标准的已知实际值。这种修正随闪烁混合液的实际混合而有轻微的变异，实际上对每一台闪烁计数器都必须建立完整的猝

灭系列 (complete quench series)(Patterson 和 Greene, 1965)。任何一定样品的猝灭量, 可以用频道比 (channels ratio 高能发射体与低能发射体之比) 和相应校正的闪烁输出而测定。整个猝灭问题涉及到物理学和放射性同位素的相当复杂的问题。关于猝灭修正的细节可查阅其他参考文献(即 Patterson 和 Greene, 1965)。

已知样品的校正放射性, 生产力的计算如下式 (Strickland 和 Parsons, 1972; 关于计算的全部情况见表 3-2\*):

$$\text{毫克碳/米}^3/\text{小时} = [(R_a - R_b) \times W \times 1.05] / (R_s \times H)$$

其中  $R_a$  是校正的样品放射性 (对猝灭的校正),  $R_b$  是对无放射性瓶计数所得的空白值,  $W$  是由 pH 读数计算的样品内二氧化碳原有总重量, 1.05 是  $^{14}\text{C}$  和正常的  $^{12}\text{C}$  应用上差异的校正因子,  $R_s$  是给样品添加的已知放射性量, 而  $H$  是以小时计的样品的培养时间。关于用  $^{14}\text{C}$  测定生产力的现有问题并不是从明瓶放射性中减去暗瓶放射性, 而是着重考虑明、暗两瓶摄入过程的某种相互依赖性 (Morris 等, 1971)。由明瓶固定所得的值通常被认为是净生产量 (图 3-1, 途径 N)。后一种考虑的论证, Ruttner (1960) 的文章是最好的说明:

$^{14}\text{C}$  方法并不是测定同化中所释放的或呼吸中所消耗的氧, 而是测定光合作用中结合的碳。所以最重要的是: 了解植物细胞的呼吸是否根据现在被同化而又部分是以  $^{14}\text{C}$  标记的碳, 或者是用去了以前的碳水化合物存积量。在前一种情况下已同化而又被标记碳量将减少, 后一种情况将维持不变。换言之,  $^{14}\text{C}$  测定在前一种情况下 (与植物细胞有关) 将得出净生产量而在后一种情况下得出总生产量。

尽管  $^{14}\text{C}$  方法具有许多固有的缺点例如费用高和可能的玻璃效应, 但它还是很敏感和灵活的; 它在理论上便于测定较高营养层次可利用的浮游植物的净生产力 (关于评论可参见 Sheldon 等, 1973)。最近在这个方法上有许多小的校正, 凡对应用这个方法感到兴趣的人应接受查阅最新文献的建议。我们的观点的总结见图

\* 第 3 章无第 3 表, 显系原文有误。——译者注

3-6, 图 3-7 也表示了某些结果, 并强调了作为体积和面积值所得结果的重要性。

## 叶绿素和生物量法

叶绿素的测定是在大多数标准教科书中已作了说明的简单分析方法 (Strickland 和 Parsons, 1972)。在实践中, 0.05 到 5.0 升的水样都是采集后马上用膜质 (Millipore 型 AA) 或玻璃纤维滤器 (Whatman GF/C) 过滤。然后将滤器冰冻不超过 2 周的时间, 这时叶绿素被提取出来。由膜质滤器提取叶绿素是简单的。滤器置于 10.0 毫升 90% 丙酮中, 在丙酮溶液中滤器和叶绿素均溶解。

膜质滤器是比较容易使用的, 但是它们具有两个缺点: (1) 它们是非常昂贵的, (2) 它们使样品少量混浊, 对分光光度计测定有干扰 (Strickland 和 Parsons, 1972)。玻璃纤维滤器是便宜的而且

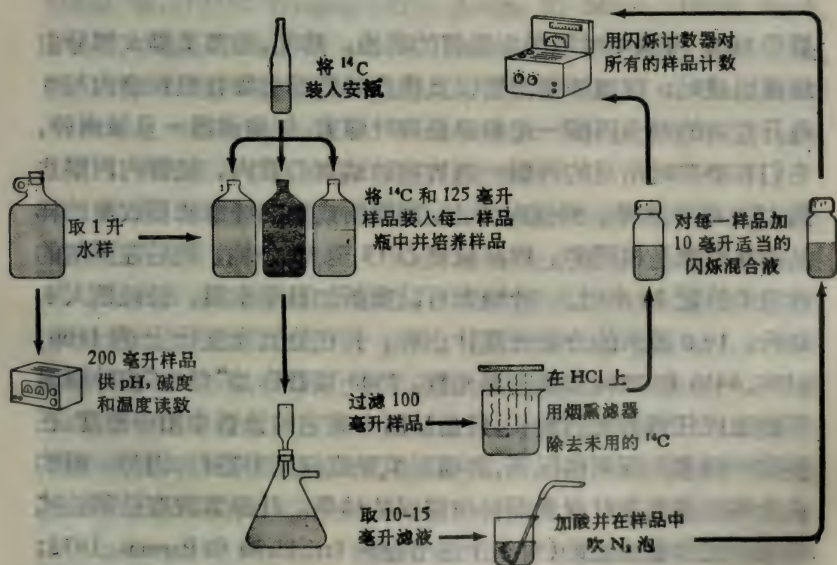


图 3-6 用  $^{14}\text{C}$  技术测定生产量的流程图



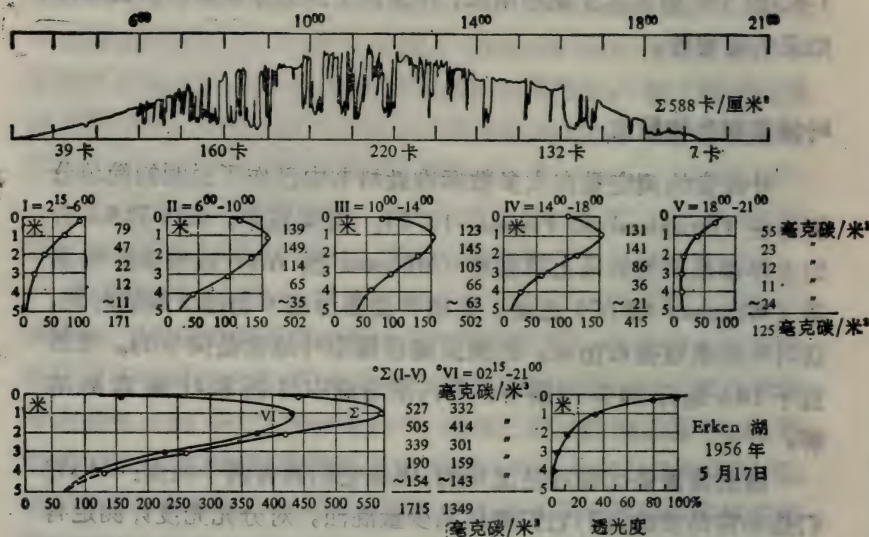


图 3-7 根据短期曝光 (I—V) 和长期曝光 (VI) 在 Erken 湖内按  $^{14}\text{C}$  法的辐射曲线和第一性生产量;  $\Sigma$  是 I—V 的和(据 Vollenweider, 1969a)

置于 90% 丙酮中时不产生显著的混浊。然而,当藻类群大部分由绿藻组成时,玻璃纤维滤器以及膜质滤器都必须在组织磨内与 5 毫升左右的 90% 丙酮一起磨碎提取叶绿素。纤维滤器一旦被磨碎,它们和磨碎时所用的丙酮一道放在玻璃离心管内,使管内丙酮达到 12.0 毫升水平。到这时为止,用膜质或玻璃纤维滤器收集的样品的处理都是相同的。样品被离心 15 至 30 分钟,然后在黑暗的冰箱中静置 20 小时。叶绿素可以重新加温至室温,轻轻倒入 6 毫升,10.0 厘米的分光光度计小杯,并在分光光度计上的 4800, 6300, 6450 和 7500  $\text{\AA}$  读出消光数。7500 读数作为“空白”或叶绿素不能造成任何消光的波长,只是从所有其它的读数中扣除浊度。在提取叶绿素的任何情况下,必须在柔光或绿光中进行,因为一般的光将迅速改变叶绿素而得出错误的结果。叶绿素浓度是用公式根据消光读数决定的(对整个细节参考 Strickland 和 Parsons, 1972; 并参阅 Lorenzen, 1966)。应当说荧光计是测定叶绿素的分光光

度计的非常普遍的代用品。荧光计使用简单，有合理的情度并且比分光光度计要求的样品少得多。然而，荧光计需要对照分光光度计不断标准化以校正偏差 (Strickland 和 Parsons, 1972)。对于用分光光度计或荧光计测定的叶绿素值，可以使样品酸化和重读样品的方式进行脱镁叶绿素 (死叶绿素) 的附加校正 (Yentsch, 1967)。

简单而准确测定叶绿素现存量方法的出现，使研究人员推测光合作用可以根据叶绿素数据进行预测。这种设想是 Ryther 和 Yentsch (1957) 首先提出来的，他们根据叶绿素和光的数据预测了光合作用。预测净光合作用的成功是以叶绿素全部都是光合作用色素的假设为依据的。对于每一组条件均必须对照经验导出的光合作用测定值作出叶绿素读数的初始校准值。无论怎样，这种技术的固有优点是明显可见的。评价叶绿素和光的数据以预测光合作用，与直接测定光合作用比较起来，是相当简单的。有人已努力改善了 Ryther 和 Yentsch 初始预测的准确度和用途 (H. T. Odum 等, 1958; Wright, 1959; Aruga 和 Monsi, 1963; Small, 1963; Aruga, 1966; Williams 和 Murdoch, 1966; Dally 等, 1973)。其它的进展包括用测定颗粒数目和大小的变化 (McAlice, 1971; Strickland 和 Parsons, 1972; Sheldon 等, 1973) 或采食率 (Haney, 1971) 来提高现存群体生产量估计的精度。

但是，根据叶绿素和有关数据得出的光合作用的估计值与经验导出的光合作用估计值 ( $^{14}\text{C}$ ,  $\text{O}_2$ , 自由水等等) 之间的比较，表明叶绿素技术还要作许多改进。叶绿素技术所得的结果可能跟用来预测光合作用的方程式一样糟，直到现在大多数研究人员并不同意这些方程式。而且叶绿素在每一单位重量和光的条件下都必定完成一定量的光合作用，否则估计生产量就不可能了。完全有理由相信，叶绿素能随着浮游生物的年龄、水的温度以及季节在光合作用方面的作用程度可大可小 (Thomas, 1961; Talling 和 Driver, 1961; Margalef, 1968)。一般说来，用叶绿素数据来估计水域的第一性生产力是不可取的。



## 水生附生植物法 (periphyton methods)

水生附生植物是描述水生环境中覆被于淤泥、岩石、木头和大型植物表面的小型植物群落的术语。现存量的净生产量(图 3-1 的途径 M)的指征可以用插在水中的玻璃片或其它人工的(或事先清理过的自然物)基底获得,并且定期测定底生植物生物量的积累量(Margalef, 1949; Blum, 1957)。Wetzel (1964a)和 Allen (1971)叙述了一种估计水生附生植物生产量的方法: 用圆筒放在基底上,再将  $^{14}\text{C}$  样品引入筒内。经过适当培养期之后,将基底取出并贮存起来,供以后计数之用。应用在长时期内被水生附生植物附生的底栖盘 (benthic trays)、代谢气体以及封闭流动系统的另一种小室技术 (chamber technique),是由 Hansmann 等(1971)提出的。后一类方法比人工基底法更为可取,因为它们原封未动地利用天然系统。底栖生物量可以在特制的圆筒内刮取底部(Ertl, 1971)或用放射性分配法(radioactive apportionment; Pomeroy, 1961; Nelson 等, 1969)进行估计。关于水生附生植物生产力法的评论,见 Wetzel (1964a)。近来利用  $\text{CO}_2$  或小室内水中  $^{14}\text{C}$  的变化的小室技术的发展以及对早期方法的批评,是 Schindler 等(1973a)提出的。

## 大型植物法 (macrophyte methods)

在每年冬季顶梢枯死的大型植物大量生长的地方,连续收获将得出净第一性生产量的最低估计(见 Kaul 和 Vass, 1972)。为对所有的水生植物一样,必须就被食草动物吃掉的或因溶解(渗出)有机物而损失的生产力的量进行校正。这是难于做到的,但可以将大型植物封闭在某种容器内并测定植物周围水内有机物的更新率以作出估计。地下部分生产量也应测定。将开始没有根的大型植物种植在某种盒子里,然后在生长季结束时,收获这种盒子或用铝管将根部隔离起来以测定其分解率,因而测定由生物量变化的生产量,或者用其它方法(见 Gorham 和 Pearsall, 1956)。但没



有什么方法被认为是特别令人满意的。

此外,在生长季内植物的叶子可能有损失。例如测定网茅属(*Spartina*)落叶的非常简单的方法,可能也适用于许多其他的大型植物,其方法是,每一新叶出现时放下一只小塑料圈。当下面的叶子脱落时,塑料圈便会落在茎的基部。年末这些塑料圈的总和就是已脱落的叶片数。Mann (1972)曾经用沿叶片纵向穿孔的方法测定大型海藻的生产力。孔则可作为叶片从基部而延长的标志;因此孔可以测定叶片的延长率(因而也是干物质的增长)。

已知大型植物个体的生长率,人们就能够外推出以平方米为基础的净第一性生产力。Clymo(1970)也对泥炭群落这样做过。Wetzel(1964b)曾经把大型植物个体植株密封在塑料玻璃(Plexiglas)容器内,并注入 $^{14}\text{C}$ ,然后用对于浮游生物的方法进行 $^{14}\text{C}$ 估计,从而研究了大型植物的 $^{14}\text{C}$ 生产力。Mathews 和 Westlake(1969)在另一研究工作中,将鱼类生产量的“阿伦(Allen)曲线”方法应用于水生大型植物,绘出了种群中植物数对平均重量的曲线。于是对采食或其它死亡原因并已作出校正的生产量,就可以对此曲线的适当部分用积分来测定。

## 由模型估计第一性生产量

已经发现水域第一性生产量有成为这些变量的函数的趋势,例如深度、阳光强度、温度、可见物种、叶绿素浓度以及水的透明度。有了一系列野外相关或实验室测定值所定量的这种信息,就能根据某些或许多这些参数来估计一定水域的第一性生产量,那些参数往往比第一性生产量测定值本身更容易获得。

因此曾经出现了许多水体的第一性生产量的模型(这样有助于理解和预测的简化)。一般说来,模型可能以不同程度的精密性、通用性和现实性为特征(Levins, 1966; 浮游植物模型的应用见 O'Connor 和 Patten, 1968)。例如,较通用的模型有放松精密度的倾向,而对某一湖泊非常精密的模型可能对其它湖泊不大适

用。

本章的宗旨不在于详细叙述水域模型第一性生产量的程序。感兴趣的读者可参考 Steemann Nielsen (1952), Ryther (1956), Ryther 和 Yentsch (1957), Talling (1957), Rodhe 等 (1958) 的经典论文和 Vollenweider (1969), Patten (1968) 以及 DiToro 等 (1971), Fee (1973a,b), Bannister (1974), Kelley 和 Spofford (印刷中) 和 Nixon 和 Kremer (印刷中) 较新的论文。Fee 的论文对这个问题提出了新颖的途径。海洋生产量的某些模型在第 8 章讨论。

模型的数据通常是以两种方式之一产生的：用隔离法，即进行严格控制的实验室试验，试验中的同一时间只有一个变量在变化(如 Fee, 1973a); 或用相关法，即将光合作用这样的因变量在各种各样自然条件下与许多自变量相比较，然后用统计回归或某种其他方法尽量测定每一自变量的作用(如 Brylinsky 和 Mann, 1973)。一旦自然系统搬进实验室，前一种方法往往具有与潜在的非自然行为相联系的问题。例如，Fee (1973a) 的研究，虽然很巧妙，却可能犯 Schindler 等 (1973b) 在同一期杂志上阐明的  $\text{CO}_2$  极限的同样错误。统计回归能够处理自然系统，但是它不能表明原因和效果，只能表明是同时发生。一个理想的有效的模型将是这两种方法相结合所决定的系数为根据的。

许多这种模型是以评价最佳条件下的光合效率的概念为根据的，然后测定最佳条件存在的百分率，再依次测定可能的限制性参数(即对光、温度和限制性的营养物质)。这些因素的积分将会预测光合作用。这一方法曾受到 Fee (1973a) 的批评，因为藻类在时间上的生理特征变化改变了最佳条件，以及在培养时间内条件发生显著变异而形成了模型系数的基础。Fee (1973a) 提出了一种可供选用的方案，消除了某些问题，但不是所有的问题。在第二篇论文中，Fee (1973b) 将概念扩大为三维概念。这些方法看来是非常有希望的，但是也可以看出有许多问题尚待解释。

最值得注意的新方法是 Lehman 等(印刷中)提出的。他们建

立了各种藻类对阳光强度、营养物、竞争参数等的反应的计算机信息库。当所有有关环境参数输入模型时，它就对物种组成和生产力作出预测。随着越来越多的物种特征被加入资料库，这条途径能引出一一种非常有效的模型，能够在广泛条件范围内预测光合作用。

## 结 束 语

我们对各种方法所作的评述将有助于测定水域内第一性生产量。我们所讨论过的技术都有其极限和不肯定的根源，虽然我们愿意对于普遍应用而又简单可靠的方法提出明确的选择，但我们却提不出来。据我们看来，对于某些生态系统，其中扩散作用并不成为问题，而是可以适当测定的，自由水方法具有尚未被充分认识的特点。扩散问题和研究的实践性可能倾向于选择别的方法，特别是(1)用于低生产力浮游生物的 $^{14}\text{C}$ 技术，(2)在高生产力浮游生物方面有较 $^{14}\text{C}$ 技术在经费和人力耗费较少的氧的明暗瓶技术，(3)适用于藻类和水生附生植物的生长测定或适合于情况的其它技术。除了观察到每一种这类方法都被广泛应用和存在问题之外，很难作出技术选择的概括。我们的建议总结如图3-8。

其余的问题超出了第一性生产力的测定技术，然而我们很想结论中谈谈有关问题。仅仅测定第一性生产力本身并不构成有价值的科学，除非是完成于课堂练习的范围以内。我们应当提出这样的问题，如：我们为什么对测定第一性生产力感到兴趣呢？它和所研究的生态系统的其他参数有什么关系？它是如何与环境变量发生关系的？什么是不同生态系统之间的格式？什么是我们能够管理的水域第一性生产力的理想水平？全球第一性生产量与人类的福利之间是什么关系？本书其它章节涉及到了某些这类问题，而鼓舞读者去评价第一性生产力的测定本身并不是一种结束，而是为了实现更好地了解生态系统和更明智地管理生物圈的多重目的的一种手段。



群落类型	完整的自养群落	浮游生物群落	底栖群落
流水	自由水 $O_2$ , $CO_2$ , pH (两站或一站)	漂流塑料袋或瓶 $W/O_2$ , $CO_2$ , pH 或 $^{14}C$	特殊小室, 玻璃片
浅而多产的静水	一站 自由水 $O_2$ , $CO_2$ , pH	明暗瓶 $O_2$ , $CO_2$ 或 pH	小室 $W/O_2$ , pH, $CO_2$ 或 $^{14}C$
浅而不生产的静水	自由水 pH 或 $CO_2$	瓶 $W/pH$ , $CO_2$ 或 $^{14}C$	小室 $W/pH$ , $O_2$ 或 $^{14}C$
深水	自由水 pH 或 $CO_2$	瓶 $W/^{14}C$	不显著

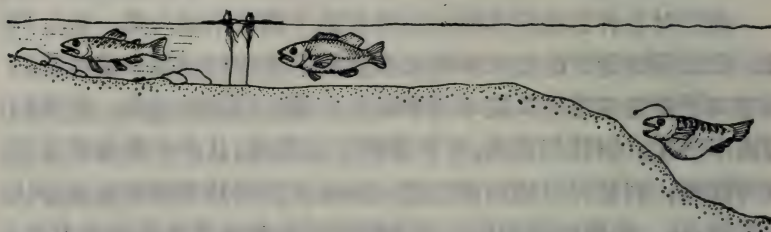


图 3-8 测定水域第一性生产量的最佳方法。特殊条件可能要求特殊技术

## 附录(表 3-2 的附录): 碱度计算

### 1. 计算总碱度:

$$\text{总碱度} = 2500 - (1250 - a_H/f)$$

其中  $a_H = 10 - pH$  (在原位测定温差时的 pH 校正值; pH 指水样的 pH)而  $f$  是随盐度和酸样品混合物 pH 而定的一个因数,其范围为 0.890—0.753。

### 2. 计算碳酸盐碱度:

$$\text{碳酸盐碱度} = \text{总碱度} - A$$

其中  $A$  是随盐度、温度和初始水样 pH 而定的 0.0 至 0.29 转换因子。

### 3. 计算样品内二氧化碳总重量:

$$\text{总 } CO_2 = \text{碳酸盐碱度} \times F_i$$

其中  $F_i$  是随盐度、温度和样品 pH 而定的并由表所插入的 1.07 至 0.77 的转换因子。

为了弄清楚样品内二氧化碳总重量的三个步骤所需要的相应表格,可阅读关于生产力分析的任何标准教科书(如 Vollenweider, 1969a; Strickland 和 Parsons, 1972)。盐度测定只要求近似值,如果年变化小即可假定在一定范围以内。用于测定总碱度的标准技术随着所进行抽样的水类型(即淡水、半咸水、公海水等等)而定。应当指出在饮水、腐殖质水、酸性水或被污染的水内测定总二氧化碳是非常困难的。有人推荐当在这种水内抽样时应用气相色谱法或红外分析这样的直接技术 (Stainton, 1973)。

以上, 1973 年 10 月 1 日, 中国科学院水生生物研究所, 北京, 肖前柱译

## 第4章 评价陆地生产力的方法

Robert H. Whittaker 和 Peter L. Marks

水域群落与陆地群落之间的主要区别可以归结为,陆地植物生命期较长,生物量累积较丰富;而水域植物生命期较短,生物量累积较少。其关系可用生物量累积比表示:现存量或现实生物量对于净年第一性生产力之比。这个比值对大多数水域群落而言是一个分数,而对陆地群落而言则可以取值于1到50,甚至更大。不同群落的结构、功能和多样性之间的显著差异与短命有机体(Short-lived organisms)群落有机物质的迅速周转,与结构复杂的木本有机体内若干年积累的生产力之间的矛盾相关(Whittaker和Woodwell, 1971b)。这个矛盾扩展为测定生产力最常用的方法。

如第3章所述,浮游生物生产力的测定是对封闭于瓶中的有关这些群落的小样品测定氧和二氧化碳的交换为依据的。尽管已经应用于附生藻类(attached algae)和沉水维管束植物中,但用生物量的累积值来测定生产力对于水域群落一般是不合适的。由于优势植物个体体积大而且陆地群落构造复杂,测定群落的气体交换是困难的,而且要求广泛的和通常费钱的努力。因此大多数陆地生产力的测定代之以对群落中各个体植物的生长量以及对相应的生物量累积的测定为依据。尽管在了解总第一性生产力后,气体交换技术对净第一性生产力的研究是必要的补充,这种技术仍未能广泛应用。

应该区分生长量和生物量累积的不同方面。植物个体的净生产量是单位时间内在植物组织内合成和积累的有机物质量;它是



植物光合作用后的净收益，或者等于总生产量减去呼吸量。植物净生产量的某些部分可以由于组织的死亡和脱落而丧失，在测定生产量时这种丧失必需计算在内。因此，一年内一棵树的生长量可能表现为增重 10 公斤，但是这棵树的净生产量则包括其生长量加上一年内消耗于落去的叶、果、花、芽鳞、枝和烂掉的根系的部分和以有机物质流失和渗出而失去的净生产量。

地球表面单位面积上，所有植物个体的净生产量的总和就是净第一性生产力。净第一性生产力的测定可能受到整个植物的死亡和消失以及活植物组织脱落的影响。因此在一个研究小区内一年中净第一性生产力大于植物量的增加。正是这种增加量加上植物组织死亡和脱落所失去的净生产量以及加上植物个体死亡（如果有死亡的话）所失去的净生产量。研究小区内的植物量增加量就是净群落生长量或净生态系统生产量（Woodwell 和 Whittaker, 1968; Whittaker 和 Woodwell, 1969; Duvingneaud, 1971）。净生态系统生产量与净第一性生产力彼此之间并无必然的关系。幼龄速生林，每年净第一性生产力的相当大一部分（30—60%）可积累而作为净生态系统生产量。在一个成熟的顶极群落里，净第一性生产力可以等于植物组织和植物个体的消失与死亡；从而净第一性生产力可能很高，而净生态系统生产量却等于零。

我们将考虑几种测定陆地群落第一性生产力的方法：（1）收获技术——收获样本小区内的植物并测定其生长量（对消失部分需要校正）。这种方法适用于短命植物的简单群落。（2）森林和灌木的生产力技术是以树木和其它植物的各种不同组织生长量的较复杂测定为依据的。在某些方面，这种技术就是用精密的采伐方法来处理结构复杂的森林，并有赖于植物生长量与植物体大小之间关系的数学处理。（3）陆地群落的气体交换技术，将根据这方面的某些结果而进行讨论。（4）对净第一性生产力与光、叶表面积、叶绿素及其它群落度量值或指数的某些关系被认为是有益的，虽然尚未用于测定生产力。（5）关于根生产力的测定问题将与这四种方法分别进行讨论。

## 收 获 技 术

对于中等高度的群落(一年生植物、作物、旧农田、草地、冻原、泥炭地、沼泽及某些灌木占优势的群落)地上部分净生产量的最简单的测定方法是在生长季节过程中对植物地上部分进行一系列收获而由收获量确定(E. P. Odum, 1960; Ovington 等, 1963; Wiegert 和 Evans, 1964; Golley, 1965; Milner 和 Hughes, 1968; Bliss, 1966, 1969; Boyd, 1970; Forrest, 1971; 以及 Singh 和 Yadava, 1974)。对某些一年生植物,包括许多农作物在内,生物量和净生产量近于相等,如每一物种的收获期与生物量积累量最高值相一致时,对于每一物种只进行一次必要的收获即可。即使在一年生植物群落中,由于收获期以前,叶或其它部分的消失常必须进行校正。对比较多样性的多年生植物群落,则可能需要进行几次收获借以确定各物种的生物量的高峰时间,并对失落量进行校正。

Wiegert 和 Evans(1964)已经提出了一个较为复杂的确定地上部分净生产量的方案。其技术是在成对小区抽样(一小区在调查开始时收获,另一小区则在一个月或另一确定时期的末期收获)的基础上,用死亡植物体的分解率对活植物与死亡植物体现存量进行估算而求其净生产量。这种方法的一个修正方案(Lomnicki 等, 1968)则根据开始时死亡植物体质量与一月后活着的和死亡的植物体质量估算净生产量(时间必需缩短,以便最大程度地缩小分解量)。Clymo (1970) 和 Reader 及 Stewart (1972) 对泥炭藓(*Sphagnum*)沼泽收获技术的修正方案进行了讨论。

在大多数乔木演替群落和高灌木群落中,了解生产量关系的最好方法可能是详尽的度量分析(Whittaker, 1962; Kestemont, 1971; Marks, 1971, 1972; Zavitkovski 和 Stevens, 1972; 参见下文)。然而在稠密的幼龄(1—3年)林中则不用很费时间的维量分析(dimensional analysis),而采用连续收获方法。为了确定生物量

群落和物种	总 量 (克/米 <sup>2</sup> /年)	茎材与枝材 (%)	叶和嫩枝 (%)	果实和花 (%)	根 根状茎(%)	系 根(%)	参 考 资 料
小麦	294	—	53.0	29.4	17.6		Filzer (1951)
大麦	242	—	46.6	35.5	17.9		Filzer (1951)
玉米 ( <i>Zea Mays</i> ) 高产	1935	16.8	17.1	61.4	4.6		Lieth (1968)
向日葵 ( <i>Helianthus annuus</i> )	3213	37.5	17.6	36.0	8.9		Lieth (1968)
北极冻原, 所有物种	500	10	20	—	70		Rodin 和 Bazilevich (1967)
生物量(克/米 <sup>2</sup> )	100	2	28	—	70		Lieth Oswald
生产量							和 Martens (1965)
杨属 ( <i>Populus</i> ) (7 年龄杨树)	467	61.2	18.8	—	20.0		Forrest (1971)
生物量(克/米 <sup>2</sup> )	226	48.6	36.7	—	14.7		
生产量							
无林沼泽							
生物量(克/米 <sup>2</sup> )	1547	28.4	19.4	—	—	52.2	
帚石南 ( <i>Calluna vulgaris</i> )							
羊胡子草 ( <i>Eriophorum vaginatum</i> )	482	—	72.2	0.2	11.2	16.4	
岩高兰 ( <i>Empetrum</i> ) 和其它草类	93	28	18	—	—	(54)	
水藓 ( <i>Sphagnum</i> ) 和其它藓类	103	—	100	—	—	—	
地衣	43	—	100	—	—	—	
总和	2286	20.5	35.8	0.1	43.6	—	
净生产量							
帚石南 ( <i>Calluna vulgaris</i> )	351	10.8	37.0	—	52.2		
羊胡子草 ( <i>Eriophorum vaginatum</i> )	221	—	78.2	1.4	8.6	11.8	
岩高兰 ( <i>Empetrum</i> ) 和其它草类	26	12	38.0	—	—	(50)	
水藓 ( <i>Sphagnum</i> ) 和其它藓类	47	—	100	—	—	—	
地衣	3	—	100	—	—	—	
总和	648	6.3	56.0	0.5	37.2	—	



只要对随机抽选的小区进行完全的收获(地上地下部分)就足够了(Zavitzkovski, 1971; Young, 1971)。Kimura (1969) 和 Nemeth (1973) 用连续收获方法估算了幼针叶林的生产量关系; Ford 和 Newbould (1970) 和 Kestemont (1971) 曾经研究了落叶阔叶萌生林的相应技术。对于前 2—5 年以后, 大多数森林演替林分就具有了可以估算的生物量, 我们相信用维量分析方法, 以相当少量的样木测定生长关系较优于不深入地设置大量皆伐样方测定生物量 (见 Lieth 等, 1965)。

如果要确定演替林分中总的群落生产力, 维量分析可以应用于乔木, 而草本和灌木的生产量则可通过连续采伐加以确定。对于很多木本群落, 包括演替群落和顶极群落, 下木生产力在群落中的比例是很小的 (百分之几到不足 1%)。于是下木生产量的测定较多是由于利益而不是由于群落生产力值的精度提高。Chew 和 Chew (1965) 在石炭酸木 (*Larrea divaricata*) 荒漠群落中对累积干物质重与枝条年龄的关系应用了修正的收获方法。这种荒漠的净生产力 ( $130 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ , 地上部分) 的相当一部分是属于次要植物的, 除蒺藜木灌丛外的灌丛约有 15%, 而 14% 属于草本植物。对于少数代表性群落, 收获方法的结果列举于表 4-1 中。

## 森林和维量分析

研究森林的人们对于他们关心的一种特征——他们所研究的生命系统的复杂性, 是没有选择余地的。甚至以更小的有机体占优势的生态系统中也存在的复杂性, 森林中群落结构的这种复杂性普遍且显著。人们在森林中可以看到物种的层次和叶层厚度的表现, 树干上枝的错综分枝形式, 以及下木的精巧镶嵌。对于我们分析森林净生产量的工作, 我们提出这样的命题: 明显的复杂性(森林在这方面超过了其它群落)并不是一种不利条件而是一种能测定森林群落的有利条件。通过这种测定, 我们能够了解到它的功能结构的许多东西, 同时我们也可获得比其它可能情况下获得的、更

令人满意的净生产力的估计。

森林生产力、无论总生产力还是净生产力,都可以象下节所讨论的那样,在某些情况下对森林整体可通过气体交换测量加以研究。然而,大多数对森林净第一性生产力的研究都有赖于各植株和植株各部分的大小和重量的直接测定 (Newbould, 1967; Whittaker 和 Woodwell, 1971a)。至少有三种将这种测定综合为生产量估计的方法: 平均木法、生产量比值法和回归分析法。这三种方法趋向于同三种生产量测定的主体相一致: 同龄人工林、森林下层木和灌木群落以及异龄林, 尽管这三种林分中的任意一种均可用其它方法测定生产量。

### 人工林和平均木法

已知林龄的人工林已由 Ovington 和他的同事们(1956—1957)应用于森林生产量和营养物质循环的早期研究中 (Ovington 和 Pearsall, 1956; 并见 Boysen-Jensen, 1932; Burger, 1940; Möller, 1945, 1947; Möller 等, 1954b)。如果在类似立地条件下有某些不同林龄的人工林, 而且每一林分均由同龄树构成时, 那么就会产生简化, 他们正是利用了这种简化 (Ovington, 1962)。50 龄的人工林的材积量被 50 除即可作为相对生产率的指标, 但并未对现有生产力作出有效的估计。但是, 不同年龄的几块人工林, 如 40 龄和 50 龄的, 在极为相似的环境条件中能够进行比较, 则现有净生产量就可用合理的精度进行估计。

在以上两种林分中其干材重量之差是 10 年的累积量, 由它 (假定林木无死亡) 可以计算研究这段时期内带皮和剥皮材的年平均生产量。同样地, 上述两种林分的枝条重量和根系重量之差可求出枝条与根系的带皮和剥皮生产量的最初估计值。这两个生产量值均需对死枝和根的散失量进行校正。将收集于容器内的死枝条作为校正枝估计量的根据 (Möller 等, 1954a); 目前对根估计量的校正尚无可靠的方法可供利用。叶生产量可由测定活立木现存叶量或对枯枝落叶容器内的收集量进行测定。叶生产量的测定仅限

于收集于枯枝落叶容器内的叶子是不全面的 (Bray 和 Gorham, 1964), 为了校正叶的淋溶损失, 叶落前叶的散失以及昆虫消耗可能需要分别测量 (Rothacher 等, 1954; Bray, 1961, 1964; Bray 和 Dudkiewicz, 1963; Whittaker 和 Woodwell, 1968; Reichle 等, 1972, 1973a)。花、果实和芽鳞的生产量也可用样木或容器收集法进行测定, 其量虽较小, 但不能忽略不计 (Ovington, 1963; Bray 和 Gorham, 1964; Whittaker 和 Woodwell, 1968; Gosz 等, 1972; Whittaker 等, 1972)。我们关于森林生产量的许多知识来自于汇总这些或人工林的有关测定值和估计值 (Ovington, 1962, 1965; Art 和 Marks, 1971)。

一个关键问题是将个体林木的测定值转换为林分的生物量与生产量。在同龄人工林中, 林木的大小可能是一致的; 其测定值形成小的或中等离散度的钟形频率分布。因此似乎可以合理地用单位面积上林木株数乘以平均木的质量 (或其一种组织) 而求得林分的生物量 (Ovington 和 Pearsall, 1956; Ovington, 1957; Ovington 和 Madgwick, 1959a; Peterken 和 Newbould, 1966)。然而, 林木的复杂几何形状包含着频率分布与不同测定方法间的复杂关系, 特别是对那些不同维数的分量: (1) 胸径和高; (2) 基面积、叶面积; 和 (3) 干材积, 材积量等。应用不同的维数分量少不了要选择不同的林木作为平均木, 其结果导致对群落生物量的不同估计 (Ovington 和 Madgwick, 1959b; Baskerville, 1965b; Attiwill, 1966; Attiwill 和 Ovington, 1968; Ovington 等, 1968)。Baskerville (1965b) 发现对于一个香冷杉 (*Abies balsamea*) 林分的生物量估计, 在以平均胸径的树为依据时, 生物量估计的误差可达 25—45%。在林木大小较为一致而林木间距均匀的人工林中其误差可以小些; 而当用干材积或断面积选择平均木时, 其误差可较小而成为容许的误差 (5% 或 10% 以内) (Baskerville, 1965a; Crow, 1971)。然而, 即使是在同龄人工林中, 用度量分析一节中要讨论的回归分析方法也还是有其优点的。平均木和回归估测的结果已经由 Satoo 和 Senda (1966), Satoo (1968b, 1970), Kira 和 Shidei (1967), Ovington



等(1968)和 Crow (1971)以及 Madgwick(1971) 进行了比较。

### 林下植物(Undergrowth) 和生产量比

平均木法确定生产量的局限性,也可以部分通过选择地测定最能表达生产率的(区别于生物量)林分特征而加以避免,并用比值去估计净第一性生产量。

在处理林下植物时,截取(灌木和乔木苗带叶活枝的,草本植物地上部分的)干重就是表示下木生产力的有效形式,同时又是易于取得的测定值。在大烟山区(Great Smoky Mountains)的工作中(Whittaker, 1961, 1963, 1966)按物种获得的截取重量是在0.1公顷的样方中随机抽取20个 $0.5 \times 2.0$ 米<sup>2</sup>的小样方求得的。按小样方获得截取重量的离散度很大,但其相对误差(变异系数)随着林下植物生产量测定的增加而减少(Whittaker, 1966)。对主要灌木种群用维量分析以确定植物不同部分净生产量(以及这些部分的生物量和叶表面积以及叶绿素)与截取干重相关的平均比值(Whittaker, 1962;表4-2)。维量分析法过程如下,其中除去用于某一物种的若干10株一组的成熟植株或灌丛树冠植株(以及对10株一组的次要灌木)以求得平均比值而不是求其回归关系的分析。根据截取测定值及这些比值对于一系列森林、石楠阔叶林、石楠灌丛曾经估计灌木层生产量(表4-3, Whittaker, 1962, 1963, 1966)。

对于较大林木不能通过截取得到其生产量,但可以应用材积增长估计量(EVI,它等于木材胸高断面积年增量的一半乘以树高)进行测定。由于它包含木材生长率的测定值,EVI表示生产量的方式,用直径、断面积和干材积来表示则望尘莫及。如下述EVI是按树种在0.1公顷的森林样木上计算的。对松-栎林的三个种,每个种均以10株上层木为一组进行维量分析(Whittaker等, 1963)。林木不同部位的地上部分生产量与EVI的比值曾被用于大烟山区(Great Smoky Mountains)的松栎林和栎树石楠灌丛林的EVI值,借以取得地上树木生产量的初步估计值(Whittaker

表 4-2 田靖西州大烟山区以每组 10 株样木为依据的灌木枝条平均维量值<sup>a)</sup>

1	2	3	4	5	6	7	8
平均维量值	大杜鹃 ( <i>Rhododendron maximum</i> ) 谷地林: 大的	栎树石楠林: 优势种	栎树石楠林: 次要种	紫花杜鹃 ( <i>Rhododendron catawbiense</i> ) 亚高山石楠灌丛: 优势种	山柳 ( <i>Clethra acuminata</i> ) 栎树石楠林: 优势种	荚蒾 ( <i>Viburnum alnifolium</i> ) 云冷杉林: 大的	黑越桔 ( <i>Gaylussacia baccata</i> ) 松树石楠林: 大的
基径 (厘米)	6.2	4.2	1.35	1.83	1.95	1.97	0.59
高度 (米)	4.22	3.05	1.08	1.98	2.69	2.34	0.83
年龄 (年)	40	37	35	23	24	21	9
径向增量 (毫米/年)	0.52	0.25	0.12	0.20	0.18	0.25	0.24
地上部分生物量 (干重, 克)	6529	1966	65	258	298	418	12.2
干材 (%)	44.1	49.4	51.7	53.9	61.4	40.8	43.0
干皮	3.9	6.3	7.8	8.1	8.6	9.8	12.0
枝	31.1	28.4	14.9	22.2	22.2	37.2	18.8
老叶	16.7	11.2	21.0	5.1	—	—	—
活枝和活叶	4.0	4.5	4.7	10.5	7.4	11.8	23.3
果实	0.2	0.2	—	0.2	0.5	0.4	2.9
地上部分生产量 (干重, 克/年)	607	214	7.5	50.5	46.4	84	5.1

干材	24.2	20.8	19.9	18.2	23.7	16.3	19.6
干皮	2.7	2.9	3.5	3.4	2.9	3.8	5.2
枝	22.1	20.4	9.4	18.8	23.4	20.6	11.8
老叶	15.7	12.7	26.5	5.9	—	—	—
活枝和活叶	33.7	41.4	40.8	53.8	47.1	57.5	56.4
果实	1.6	1.7	—	0.1	2.9	1.8	7.0
生物量累积比	8.9	9.3	8.6	4.3	6.4	7.1	2.4
地上部分生产量对以下各量之比							
活枝和活叶 (克/克)	2.99	2.57	2.45	1.87	2.31	1.79	1.67
标准差	$\pm 0.11$	$\pm 0.19$	—	$\pm 0.08$	$\pm 0.28$	$\pm 0.05$	—
估计的蓄积增量 (克/厘米 <sup>3</sup> )	3.23	3.87	—	5.16	4.21	5.68	—
标准误差	$\pm 0.42$	$\pm 0.45$	—	$\pm 0.44$	$\pm 0.59$	$\pm 0.53$	—
叶片面积 (克/米 <sup>2</sup> )	65.4	96	63.5	179	63.3	67.1	115
叶片叶绿素 (克/克)	133	217	136	577	287	161	414

a) 资料引自 Whittaker (1962)



表 4-3 在大烟山区用估计比值的方法对三个石楠群落所作的生产量估计<sup>a), b)</sup>

样 本 号	1 群 落 和 物 种	2 估计的 蓄积 增量(厘米 <sup>3</sup> /米 <sup>2</sup> /年)	3 截取干重 (克/米 <sup>2</sup> )	4 枝条生产量/ EVI 比 (克/厘米 <sup>3</sup> )	5 枝条生产量/ 截取重量比 (克/克)	6 枝条生产量 (克/米 <sup>2</sup> /年)	7 叶片重量 (克/米 <sup>2</sup> )	8 叶面积比 (米 <sup>2</sup> /米 <sup>2</sup> )	9 叶片叶绿素 (毫克/米 <sup>2</sup> )
14	石楠蓝桉林所有种	61.9	—	3.55	—	220	100	1.10	400
	乔木状灌木								
	大杜鹃( <i>Rhododendron maximum</i> )	24.5	—	3.87	—	94.6	164.0	1.31	578
	山月桂( <i>Kalmia latifolia</i> )	27.4	—	5.20	—	142.7	112.1	1.12	511
	山柳( <i>Clethra acuminata</i> )	2.4	—	4.21	—	10.3	7.7	0.30	65
	乌饭( <i>Vaccinium constablaei</i> )	1.3	—	4.49	—	5.8	2.3	0.04	12
	榉木( <i>Lyonia ligustrina</i> )	0.3	—	3.45	—	0.9	2.0	0.03	8
	总和	55.9	—	—	—	254.3	288.1	2.80	1174
	下层灌木								
	大杜鹃( <i>Rhododendron maximum</i> )	—	8.54	—	2.45	20.9	—	—	—
	山月桂( <i>Kalmia latifolia</i> )	—	9.24	—	2.25	20.8	—	—	—
	山柳( <i>Clethra acuminata</i> )	—	3.76	—	1.82	6.8	—	—	—
	乌饭( <i>Vaccinium constablaei</i> )	—	0.24	—	1.91	0.5	—	—	—
	榉木( <i>Lyonia ligustrina</i> )	—	1.74	—	2.00	3.5	—	—	—

越桔( <i>Gaylussacia ursina</i> )	—	7.05	—	1.61	10.3	6.4	0.23	51
其它	—	0.23	—	2.00	0.5	—	—	—
总和	—	30.80	—	—	63.3	—	—	—
总和,所有灌木	—	—	—	—	317.6	294.5	3.03	1225
总和,草本	—	1.40	—	1.00	1.4	1.3	0.03	12
总和,所有层	—	—	—	—	539	395	4.2	1637
7 混交石楠灌丛								
紫花杜鹃( <i>Rhododendron catawbiense</i> )	—	162.4	—	2.31	375	416	3.12	1048
山月桂( <i>Kalmia latifolia</i> )	—	76.2	—	2.17	165	155	0.94	326
荚蒾( <i>Viburnum cassinoides</i> )	—	9.0	—	2.00	18	8	0.19	67
乌饭( <i>Vaccinium constablaei</i> )	—	8.7	—	1.91	17	7	0.10	24
黑越桔( <i>Gaylussacia baccata</i> )	—	5.6	—	1.67	9	5	0.09	24
黑果梨(樱属)( <i>Pyrus melanocarpa</i> )	—	4.1	—	2.00	8	3	0.09	31
草本	—	0.4	—	1.00	0.4	0.3	0.01	4
总和,所有层	—	266.4	—	—	592	594	4.53	1524
4 亚高山石楠灌丛								
紫花杜鹃( <i>Rhododendron catawbiense</i> )	—	261	—	1.86	486	337	2.78	860

a) 资料引自 Whittaker (1962)。

b) 林木和大灌木的生产量比由估计材积增量的生产量比得到(第2,4列),其它灌木的生产量由截取(活枝和活叶)干重的生产量比得到(第3,5列),在栎石楠中下层灌木的叶的资料(第7—9列)是把乔木状灌木层与在二个层内都出现的种结合在一起得到的群落。

c) 紫花杜鹃群落在亚高山石楠样本中只有维管束植物种,但林分中包含生物量为52克/米<sup>2</sup>和未知生产量的菌藻植物。

等, 1963; Whittaker, 1966)。对于这些树木地上部分的生物量值可以类似地与抛物体部分 (VP, 它等于胸高断面积的一半乘树高) 材积相关取得比值, 而该值又可以应用于森林样本中抛物体部分材积的测定 (Whittaker, 1966)。表 4-3 用大烟山区的三个群落说明了这种方法, 沼生栎 (*Quercus prinus*) 林分布于海拔 970 米的开阔西坡, 具有高为 2—3 米的稠密灌木郁闭层和散生的乔木, 混交的石楠灌丛则分布于海拔高 1500 米的东北坡, 而具有单一物种灌丛层的亚高山石楠灌丛, 则分布于海拔高 2010 米的东北坡上。石楠灌丛中, 乔木和乔木状灌木的生产量是以对 EVI 的比值为依据的, 而对其它灌木层的生产量值则根据截取干重的比值 (Whittaker, 1963)。

伐倒木干重和 EVI 的生产量比值以及对 VP 的生物量比值, 甚至对于林冠层个体也不是常量。木材和树皮生产量对嫩枝和叶生产量的比值一般地是随着林木年龄和大小的增加而增加的。叶量、根量和枝量对于干材量和 VP 之比值随年龄的增加而减少, 而叶、枝和根的生产量对 EVI 之比值在多数情况下随着年龄的增加而减少 (Whittaker, 1962; Whittaker 和 Woodwell, 1968)。然而在幼龄林中, 枝量与干量的比值可以按从小到大, 从次要乔木到优势乔木的顺序逐渐增加 (Zavitkovski, 1971; Whittaker 等, 1972)。在一个种内其比值也随环境而改变。叶生产量对 EVI 和干材生产量之比随着环境条件质量的降低而增加 (Whittaker, 1962; Satoo, 1966), 枝和根生产量及其干重对树干生产量及其干量之比也随着环境条件质量的降低而增加 (Whittaker, 1962; Bray, 1963)。

尽管这些随年龄和环境而改变, 生产量或生物量对其它植物测定值 (有相同维的分量) 的有关比值较之植物测定值本身常常稳定得多。因此根据 EVI 比值求得的生产量估计值和根据 VP 比值求得的生物量估计值可应用于异龄林, 在这类林分中, 林木大小的变动范围很大, 以致平均木法极不可靠。然而, 对于林冠植株和次要植株可能需要不同的估计比值。在阿巴拉契亚山脉南部对于林冠植物组和次要植物组所作的分析表明, 在大多数情况下,



生产量比的标准误差是在生产量比的 5% 到 15% 之间 (表 4-2, Whittaker, 1962; Whittaker 等, 1963)。

## 森林的维量分析

对于异龄林, 林分生产量比值法仅能提出一个近似值, 而平均木法则不能应用。产生困难的主要原因是由于在异龄林中林木大小变化幅度很大, 在一个成熟林木中材积值从上层木到幼树其幅度达五个阶量 (10,000 公斤到 1 公斤)。如将灌木和幼苗也计算在内则其阶量数将更多。因此需要考虑生产量与更容易测定的林木度量值相关的回归方程。

这些回归方程必须符合于相关曲线特征。大幅度地扩大一个系统或结构需要重新设计其比例这是工程的原则, 如将所有的维量均乘以一个常数因子, 这一系统将不能运转。同样地, 林木维量值仅能在维持其功能平衡的方式下进行扩大, 而不是以维持维量值之间的恒定比例的方式进行。二个维量之间的关系, 例如高和直径的关系, 并不能表示为  $y = ax$ , 而是  $y = ax^b$ , 因此得  $\lg y = A + B \lg x$ , 其中  $B$  是斜率常数, 表示二个度量值改变时的相互关系。假设高度  $y$  与胸高直径  $x$  的关系为  $\lg y = 2.480 + 0.580 \lg x$ , 则斜率常数 0.58 意味着胸径增加一倍, 树高将增加  $2^{0.58}$  倍, 或约为 1.5 倍。相反地, 常数  $A$  是二个维量值的相对尺度, 因为 2.480 的反对数值是  $a = 17.7 = y/x^b$ , 此时在直径的 0.58 次幂中, 直径每增加 1 厘米时, 相应地高度将增加 17.7 厘米。

作为比例有变化的协调增长 (harmonious growth) 的这些指数或对数关系被称为“开度量” (allometric) 关系 (Huxley, 1931, 1932)。多项式和其它方程常常用于森林测定, 但大多数研究异龄林的人认为, 研究生长量和维量值间关系必须用对数回归方程, 这样表达最好。实践中, 一组被伐倒并经仔细测定的样本, 其生物量、生产量和其它度量值 (作为因变量) 可以和直径 (作为自变量) 有对数回归关系。许多作者已经将开度量法应用于生产量的测定 (Ovington 和 Madgwick, 1959a; Kimura, 1963; Baskerville, 1965a;

Tadaki, 1965a, b; Kimura 等, 1968; Satoo, 1966; 1968a, b; Kira 等, 1967; Kira 和 Shidei, 1967; Hozumi 等, 1969a, b; Andersson, 1970, 1971; Marugama, 1971; Kira 和 Ogawa, 1971; Reiners, 1972; Nihlgård 1972; Whittaker 等, 1974; Rochow, 1974)。关于回归的其它参考书见 Ogawa 等 (1965), Kira 和 Shidei (1967), Newbould (1967), Young (1971) 以及 Whittaker 和 Woodwell (1971a)。对于净生产力和有关维量值的最集中而又最详尽的方法是布鲁克海文国家实验室的“树木维量分析”系统 (Whittaker 和 Woodwell; 1967, 1968, 1969, 1971a)。这一方法是针对森林结构的复杂性而设计的——测定大多数温带森林的生长率, 年轮, 叶痕等有重要意义的植株不同部分的特征——借以测定或估计木本植物不同组织的生产力, 可按下列步骤进行。

1. 林分的现地测定 作为样木分析的独立过程, 样方中记载林木胸径和树种。在样方中对所有的大林木, 对代表不同树种和不同大小级的较小林木 (通常在 0.1 公顷的样方中有 50—75 株), 测定其树高并采用生长锥测得树皮的厚度, 最近 5 年或 10 年木材生长率的平均值和年龄。胸径达 1 厘米或 1 厘米以上的林木或灌木即按乔木处理, 对于胸径不足 1 厘米的树苗和灌木以及草本则在下木小样方中砍伐后作如上处理。覆盖度、透光性和土壤特性已测定, 在纽约州布鲁克海文和新罕布什尔州哈巴德布鲁克的长期研究中, 枯枝落叶量已经测定 (Woodwell 和 Marples, 1968; Gosz 等, 1972)。这项工作的大部分是在  $20 \times 50 \text{ 米}^2$  (0.1 公顷) 的样方上进行的 (Whittaker, 1966; Whittaker 和 Woodwell, 1969)。然而, 对于大林木森林, 样方面积已扩大, 对于小树和灌木群落样方面积则减小, 要估计小水域生产量时, 0.1 公顷的样方应由分散而更小的样方所代替 (Whittaker 等, 1972; 比较 Harris 等, 1973)。对某些灌木群落可作为小型森林来处理, 测定其直径和生长量不是在胸高处而是在离地 10 厘米处 (Whittaker 和 Niering, 1975)。

2. 根据林分测定值进行计算 由前述资料, 林分维量值可按林木、树种和样方作如下的计算:

树干的胸高断面积 ( $BA = \frac{1}{4} \pi DBH^2$ ) 和去皮胸高断面积 ( $BAW$ )。

带皮的树干抛物体部分材积 ( $VP = \frac{1}{2} \text{断面积} \times \text{树高}$ ) 和去皮的树干抛物体部分材积 ( $VPW$ )。

带皮和去皮的树干锥体表面积 ( $SC$  与  $SCW$ , 其中  $SC = \frac{1}{2} \text{胸高处周长} \times \text{高}$ )。

断面积增量 ( $BAI = \text{近5年或10年中胸高处去皮断面积的平均年增量}$ )。

估计蓄积增量 ( $EVI = BAI \cdot \frac{H}{2}$ )

其它有用的林分维量为:

断面积增量比 ( $\frac{\sum BAI}{\sum BAW}$ )

加权平均半径增量 ( $\frac{\sum EVI}{\sum SCW}$ )

加权平均高 ( $\frac{2 \sum VPW}{\sum BAW}$ ) 或 ( $\frac{2 \sum VP}{\sum BA}$ )

按材积加权的平均年龄 ( $\frac{\text{年龄} \times \sum VP}{\sum VP}$ )

每平方米按树种和层次砍伐后的下木干重量。

3. 样木的现地分析 伐倒主要树种的成组林木 (如需要可包括灌木在内), 如有可能应将根系挖掘出来, 每组优势树种 (或灌木种) 15 (或 10) 株, 其大小以能代表群落中各种大小的林木为准, 尽管由于必须爬树而带来较多困难, 但这样才可能不破坏样本而对立木又能取得必要的测定值 (Reiners, 1972)。对伐倒木的测定包括

基径 (10 厘米处), 胸径 ( $DBH$ ) 和树高。

记载各枝条与顶端或基部的距离, 基径、年龄与生长状态 (旺



盛的,衰老的或死亡的)。

对样枝(通常每株林木 5 个样枝,代表不同的部位与条件)还要记载枝长,活的嫩枝数及活枝去皮与带皮的鲜、干重,以及死枝,带叶活枝,老叶(如果有的话)和果实的鲜、干重。

在树干上截取的原木以及这些原木基部的圆盘的去皮和带皮直径,鲜重和干重,某些或全部圆盘或原木的去皮和带皮重量应分别记载。

圆盘(或原木末端)的皮部,边材和心材的厚度以及最近 5 年或 10 年(前 5 年或 10 年)的平均去皮半径增量。

根茎(或灌木的根状茎)的鲜重和干重,挖出来的主根和须根的零碎根端的鲜重和干重。

样根(通常每株样木 5 个样根)应尽可能完整地挖出,并测定基径,鲜、干重以及长度。

将枝和叶的样本分开,测定嫩枝,叶柄,带叶活枝上的叶片干重以及单位叶面积的干重,昆虫消耗量和叶绿素含量。

为了进行以下的计算要准备一组表格,然后把现场资料填入,并在计算机卡片或纸带上打孔,这些计算属于布鲁克海文程序的一部分,表格可以向作者索取。

4. 样木的计算 主要植株各部的干重和鲜重可直接计算。整株林木枝条重量和枝条各部重量是根据它们对枝条基径的对数回归方程计算的,枝的回归方程已由 Whittaker 等 (1963); Whittaker 和 Woodwell (1968); Andersson (1970, 1971) 以及 Whittaker 和 Niering (1975) 发表。特别有用的是 Reiners (1972) 提出的具有误差估计式的一组回归方程。这些回归方程可应用于已经记录基径的全部枝条和计算每株林木所有枝条所得估计的总和。已经计算了列举于第 5 步骤的植株维量值。从原木和圆盘计算了去皮、带皮木材的实际材积和表面积,如有心材亦应计算其蓄积和表面积,以及近 5 年或近 10 年以前的数 10 年或数 5 年干材年平均材积和干重增量。根据林木的带叶活枝的总重量(如有老叶亦应计入),用样枝的平均值计算活枝重,叶重。昆虫所消耗的叶重,叶表面积

和叶绿素含量。根据样枝的基径、枝长和样枝上活枝数的测定值可以估计各样枝的皮部表面积 (Whittaker 和 Woodwell, 1967, 1968), 并可计算枝基径估计值回归, 由此回归可以计算出所有调查的枝条表面积估计值并对整株林木求和。生产量计算如下:

去皮干材生长量可按原木逐段计算, 乘以原木末端干材断面积年增量平均值与原木总截面积平均值之比再乘以原木的杆材部分干重量。

带皮干材生长量可用几种方法计算, 而最直接的方法是用原木去皮总重量与带皮总重量之比, 皮部脱落的校正值则决定于老林木。

具有木质部和韧皮部的枝材生产量已由关系式  $BW/A$  估计 ( $W$  是枝条的木材和树皮干重,  $A$  是枝条年龄), 斜率常数  $B$  是根据枝条(木材与树皮)干重对枝条年龄的对数回归方程计算出来的。对于这种计算所作的检验指出, 这种方法是合理的, 但是对于枝条生长量则估计偏高 (Whittaker, 1965)。这种偏高的估计是由于小枝条死亡率高于大枝条死亡率而影响斜率常数  $B$ ; 由于年轮的遗漏而造成枝条年龄的错误也将导致偏高估计。Satoo (1968a) 曾经逐一地测定枝条木材生长量以确定枝条生产量。Baskerville (1965a) 用年龄除以各轮生枝重量, 在很多情况下因子  $B$  为 2.0 或更大, 以致  $W/A$  产生相当大的偏低估计 (Whittaker 等, 1963, Whittaker 和 Woodwell, 1968)。

活枝生产量和叶生产量可直接来自生物量, 但应根据样枝上昆虫消耗量占整个面积的百分数来校正叶生产量 (Bray, 1961; Reichle 等, 1973a)。对于常绿树种必须有第一个夏季以后的叶生长量的估计值 (Whittaker 和 Garfine, 1962; Whittaker, 1962; Whittaker 等, 1963; Kuroiwa, 1960a,b; 比较 Kimura, 1969)。

其它部分的生产量(花, 果实, 托叶, 芽鳞)可由样枝回归式进行不同的估计, 从样木上收采全部果实, 并分别确定由上述各部分对于活的嫩枝和叶生产量以及枯枝落叶的收集量之比和平均重量。

表 4-4 某些温带林木的平均值量\*

1 平均 值 量	2 山槭 ( <i>Acer spicatum</i> )	3 白栎 ( <i>Quercus alba</i> )	4 糖槭 ( <i>Acer saccharum</i> )	5 欧洲栎 ( <i>Quercus robur</i> )	6 硬叶松 ( <i>Pinus rigida</i> )	7 红云杉 ( <i>Picea rubens</i> )
位 置	HB	BNL	HB	LS	BNL	HR
样本中林木数	15	15	14	11	15	15
胸径 (厘米)	4.8	9.3	25.9	43.5	15.2	14.5
高 (米)	6.3	7.3	17.9	19.7	8.9	9.1
年龄 (年)	24	33	72	149	41	87
胸高处皮厚 (毫米)	1.6	5.67	6.3	16.4	12.05	2.8
木材半径增量 (毫米/年)	0.53	0.64	1.13	1.59	1.08	0.72
茎蓄积 (分米 <sup>3</sup> )	11.7	42.1	780	1490	125.1	144
抛物体体积估计值 (分米 <sup>3</sup> )	10.5	40.7	980	1235	114.1	152
茎材蓄积增量 (分米 <sup>3</sup> /年)	0.48	1.41	12.9	24.2	3.41	4.41
估计蓄积增量 (分米 <sup>3</sup> /年)	0.31	1.00	13.2	19.5	2.10	2.74
茎表面积 (米 <sup>2</sup> )	0.72	1.60	10.16	—	3.17	3.29
锥体茎面积估计值 (米 <sup>2</sup> )	0.59	1.26	9.14	—	2.33	2.62
地上部分生物量 (干重·公斤)	8.7	36.6	703	987.8	85.5	87.5



茎 材 (%)	54.1	54.6	59.6	64.6	54.3	57.0
茎 皮	8.0	17.1	7.5	7.3	12.3	8.0
枝	35.0	20.2	31.4	25.7	22.3	27.8
老 叶	—	—	—	—	5.9	6.3
活枝和活叶	2.9	7.9	1.5	2.4	5.2	0.8
地上部分生产量 (干重·公斤/年)	0.86	4.9	30.9	42.6	9.84	3.38
茎 材 (%)	27.2	15.4	26.3	28.5	18.6	53.0
茎 皮	4.2	4.8	3.3	1.9	4.6	6.3
枝	38.0	24.4	33.6	21.2	23.0	14.2
活枝和活叶	29.1	51.6	35.6	48.4	49.5	22.6
果实	1.5	3.4	1.2	—	4.1	3.9
生物量累积比	10.2	6.9	22.8	23.2	8.7	25.8
地上部分生产量对下面量的比:						
估计蓄积增量 (克/厘米 <sup>3</sup> )	2.77	4.91	2.33	2.18	4.68	1.23
叶片面积 (克/米 <sup>2</sup> )	175	216	177	111	155	56

\* 根据在新罕布什尔州哈巴德河 (HB, Whittaker 等, 1974), 纽约州布鲁克黑文国家实验室 (BNL, Whittaker 和 Woodwell, 1968) 和瑞典 Linneljer (LS, Andersson, 1970, 1971) 收集的样本得到。样本包括二组小落叶林木 (第 2, 3 列), 二组小针叶林木 (第 6, 7 列) 和二组中等大小的落叶林木 (第 4, 5 列)。在硬叶松与欧洲栎这两个样本间的矛盾反映了前者在全光下生长, 后者在一上层为落叶林层的荫蔽下又是在小栎树上方的生长。

表 4-5 种内相关的回归方程<sup>a), b)</sup>

1	2	3	4	5	6	7	8	9
因变量与系数 <sup>b)</sup>	布鲁克黑文-橡树岭 灌木与林木		哈巴德河 落叶 林木		红云杉( <i>Picea rubens</i> )	哈巴德河	热带雨林	日本冷杉 ( <i>Abies</i> )
茎蓄积(厘米 <sup>3</sup> )								
A	胸径 2.3269	抛物体体积 0.7446	胸径 2.3283	抛物体体积 0.4382	胸径 2.2203	抛物体体积 0.7735		
B	2.3329	0.8614	2.3571	0.9127	2.3357	0.8499		
r	0.999	0.999	0.999	0.999	0.998	0.997		
E	1.317	1.229	1.165	1.152	1.141	1.170		
茎材蓄积(厘米 <sup>3</sup> )								
A	胸径 2.2263	抛物体体积 0.6437	胸径 2.2342	抛物体体积 0.3157	胸径 2.1212	抛物体体积 0.6503		
B	2.3428	0.8636	2.3905	0.9259	2.3732	0.8638		
r	0.999	0.999	0.998	0.999	0.998	0.997		
E	1.316	1.222	1.182	1.149	1.143	1.167		
茎木干重(克)								
A	胸径 2.0736	抛物体体积 0.4848	胸径 2.0011	抛物体体积 0.0798	胸径 1.8885	抛物体体积 0.5048		
B	2.2336	0.8423	2.3925	0.9270	2.2380	0.8138		
r	0.997	0.999	0.998	0.999	0.995	0.994		
E	1.506	1.256	1.200	1.151	1.193	1.229		
茎皮干重(克)								
A	胸径 1.5487	抛物体体积 0.0225	胸径 1.2543	抛物体体积 -0.5300	胸径 1.3543	抛物体体积 0.1198	抛物体体积 A0.1111 B0.9326	胸径 1.45 2.74
B	2.0978	0.7912	2.2292	0.8625	1.9961	0.7259		
r	0.986	0.994	0.991	0.991	0.997	0.996		
E	1.201	1.665	1.432	1.447	1.130	1.166		

胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积
1.8518	0.4209	1.0823	-1.0608	0.9115	-0.6338	1.6842	0.5371	1.6199	0.5765
2.0748	0.7646	2.7276	1.0476	2.5428	0.9188	1.6526	0.6021	1.6992	0.6163
0.990	0.991	0.977	0.969	0.975	0.967	0.989	0.992	0.973	0.969
1.611	1.861	2.052	2.291	1.609	1.724	1.794	1.598	1.390	1.425
胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积
2.4667	0.8442	2.2380	0.3070	2.3151	0.9711	2.4667	0.8442	2.3151	0.9711
2.0980	0.8175	2.4223	0.9357	2.1830	0.7926	2.0980	0.8175	2.1830	0.7926
0.998	0.998	0.997	0.995	0.991	0.988	0.998	0.998	0.991	0.988
1.353	1.317	1.234	1.329	1.278	1.330	1.353	1.317	1.278	1.330
胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积	胸径	抛物体体积
1.6483	0.4844	1.7161	-0.0537	1.7583	0.4360	1.6483	0.4844	1.7583	0.4360
2.2419	0.7626	2.2230	0.8583	2.1514	0.7806	2.2419	0.7626	2.1514	0.7806
0.985	0.987	0.996	0.993	0.985	0.981	0.985	0.987	0.985	0.981
1.850	1.745	1.272	1.364	1.359	1.411	1.850	1.745	1.359	1.411
茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重	茎枝干重
0.4374	0.4374	-0.1826	-0.1826	0.9037	0.9037	0.4374	0.4374	0.9037	0.9037
0.7887	0.7887					0.7887	0.7887		



表 4-5 (续)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
因变量与系数 <sup>b</sup>	布鲁克黑文-橡树岭 灌木与林木	哈巴德河 落叶 林木	哈巴德河 红云杉 ( <i>Picea rubens</i> )	热带雨林	日本冷杉 ( <i>Abies</i> )			
$r$	0.995	0.997	0.997	0.997	0.997	0.997	0.997	0.997
E	1.445	1.213	1.213	1.213	1.213	1.213	1.213	1.213
茎材生长量(克/年)								
A	0.8809	0.2975	0.6732	0.00234	0.1608	0.0795	0.0795	0.0795
B	2.0828	0.8679	2.1760	0.9488	2.4391	0.9285	0.9285	0.9285
$r$	0.996	0.996	0.988	0.996	0.953	0.983	0.983	0.983
E	1.530	1.480	1.506	1.251	1.889	1.466	1.466	1.466
茎皮生长量(克/年)								
A	0.3934	0.0999	0.0108	0.5974	0.4409	0.4942	0.4942	0.4942
B	1.8073	0.7473	1.9504	0.8524	2.2053	0.8324	0.8324	0.8324
$r$	0.992	0.987	0.979	0.989	0.963	0.984	0.984	0.984
E	1.682	1.906	1.638	1.418	1.668	1.392	1.392	1.392
枝生长量(克/年)								
A	1.1714	0.6771	0.6369	0.0444	0.2893	0.3286	0.3286	0.3286
B	1.8069	0.7473	2.2343	0.9461	2.3234	0.8711	0.8711	0.8711
$r$	0.990	0.986	0.981	0.961	0.948	0.963	0.963	0.963
E	1.726	1.976	1.701	2.140	1.905	1.726	1.726	1.726
活枝活叶(克/年)								
A	1.6842	1.2256	1.1669	0.6803	0.8703	0.8586	0.8586	0.8586

地上部生长量(克/年)		1.6526	0.6746	1.8618	0.7863	1.6359	0.6078
B		0.989	0.987	0.983	0.960	0.971	0.978
E		1.794	1.806	1.522	1.894	1.391	1.338
A		胸径	估计蓄积增量	胸径	估计蓄积增量	胸径	估计蓄积增量
B		1.8888	1.4140	1.4008	0.8306	0.8648	0.8140
r		1.7405	0.7197	2.0520	0.8765	2.1158	0.7985
E		0.994	0.990	0.990	0.978	0.960	0.982
枝材和枝皮干重(克)		1.526	1.729	1.411	1.674	1.659	1.408
A		枝基径	枝年龄	枝基径	枝年龄	枝基径	枝年龄
B		1.3954	-1.0478	1.4355	-1.4375	1.5993	2.6532
r		2.9386	2.3855	2.9073	2.9257	2.8788	1.8839
活枝活叶干重(克)		0.889	0.705	0.992	0.803	0.975	0.685
A		枝基径	枝材与枝皮干重	枝基径	枝材与枝皮干重	枝基径	枝材与枝皮干重
B		1.1866		1.0264	0.3982	1.2532	
r		1.7682		1.9437	0.6619	2.3976	
		0.859		0.967	0.965	0.891	

- a. 样本组包括: 第2, 3列为在纽约州的布鲁克黑文国家实验室和在田纳西州的橡树岭 (Oak Ridge) 的10个种的42株灌木与林木 (Whittaker 和 Woodwell, 1968); 第4, 5列为在新罕布什尔州的哈巴德河的三个种 [糙槭 (*Acer saccharum*)、黄桦 (*Betula lutea*)、大叶山毛榉 (*Fagus grandifolia*)] 的21株小、中等大小林木 (Whittaker 等, 1974); 第6, 7列为在新罕布什尔州的哈巴德河的红云杉 (*Picea rubens*) 的15株小树 (最大胸径38厘米) (Whittaker 等, 1974); 第8, 9列为热带雨林中的林木 (Kira 等, 1967), 和日本针叶树 (Kimura, 1963)。
- b. 回归方程以  $\log_{10} y = A + B \log_{10} x$  形式给出,  $SBDDW$  = 茎, 枝干重(克),  $EVI$  = 估计蓄积增量(厘米<sup>3</sup>/米<sup>2</sup>/年),  $BBD$  = 枝基径(厘米),  $AGE$  = 枝年龄(年),  $BRDW$  = 枝材与枝皮干重(克),  $B$  是相对误差估计值 (对数回归方程的估计值标准误差的反对数值), 而  $r$  是相关系数。

5. 概括的计算 各种计算对于成组的植株概括为平均木测定值,生产量比和各种回归式(表 4-4 和表 4-5)。在回归式中,胸径(对灌木是指10厘米处的径),锥体表面积(已于上述),抛物体部分体积和估计的蓄积增量均为自变量,而同组内植株的生物量,生产量,蓄积量和表面积估计值之和对于这些自变量而言则为因变量。所有回归式均按双对数式计算,其中某些回归式也可按线性式计算(指因变量与自变量关系紧密的维量关系,如实际材积与抛物体部分体积的估计值)。对数回归的特征使期望误差与置信限难于用简明的形式表示,维量分析回归式的相关系数是一种限值,大多数又是大于 0.9 的,受抽样植株大小变化的影响很大。为了较有效地表示回归的相对紧密程度,“相对误差的估计值”(e,E)成为概括计算的部分内容(表 4-4, Whittaker 和 Woodwell, 1968)。对于线性回归,相对误差 e 的估计值等于估计值标准误差除以自变量的平均值,对于对数回归式, E 等于估计值标准误差的反对数值(这个值不同于未作变换的变量的标准误差)。

6. 林分资料的应用 对于原始样方中的每一株林木,用回归式计算其生物量,生产量或者实积和表面积等维量值。对于种的群体而言,维量分析尚无现成样本,而需应用最适当的回归方程。应用计算机可计算每一依赖于二个或多个自变量回归式中的因变量值。对于单株林木,计算的因变量值是按树种求和并将样本作为一个整体。在一定因变量的二个或多个不同自变量的回归中,需要选择相对误差较低的估计值的回归,或者以自变量与因变量有较密切的维量值相关的回归作为基础。在大多数情况下,对树干的蓄积量与生物量以及活枝与活叶的生产量均选择抛物体部分体积为自变量,对去皮与带皮的树干生产量和去皮与带皮的枝生产量则选择估计蓄积增量为自变量,至于对树干与枝的表面积则以锥体表面积为自变量。对于小样方中幼枝与较小的灌木的生产量和生物量,则不用回归而用生物量和生产量而用活枝与叶的干重量的比值估计之。



## 结 果

从维量分析得到的某些结果可加以总结,对于特殊物种样本的相关回归方程已经由 Whittaker 和 Woodwell (1968), Yoda (1968), Andersson (1970, 1971), Whittaker 等 (1972) 以及其它人作了比较。我们目前的总结工作中更有意义的是联系不同物种之间的相关模型。日本的研究 (Ogawa 等, 1961, 1965; Yoda, 1968) 表明,在热带森林中树种在形式上极为相似而适合用一条回归线,在一个树种上应用的不同的回归式还没得到精确的证据。布鲁克黑文的研究 (Whittaker 和 Woodwell, 1968) 按树种处理了在形态和大小上更为不同的个体,但这些研究表明种间的趋向并不明显。图 4-1 说明叶和去皮茎材的生产量与不同物种的直径有关系,如在布鲁克黑文从旱生乌饭 (*Vaccinium vacillans*)、黑越橘 (*Gaylussacia baccata*) 到田纳西州橡树岭 (Oak Ridge) 中等大小的林木白栎 (*Quercus alba*)。美国鹅掌楸 (*Liriodendron tulipifera*)。不同种和不同样本的差异影响图上点的位置,而且对于一定的样本,最大个体的点的位置常常在趋势线 (trend line) 以下 (比较 Ogawa 等, 1965), 然而共同维量值的趋势竟将完全不能比拟的乌饭树枝和成林的栎树木本植物明显地联系起来。

图 4-2 将同组内植株的种间各回归线绘制成图,并进而观察到相关方程的几个方面。(1) 回归线的斜率从因变量一次的直线(如高)向变量的二次(如表面积)值以及与表面积有关的生产量测定值回归线,再向变量的三次值(如体积与质量)增加,包括为气体交换和形成层生长的植物表面积在内的生产量相关线的斜率与叶表面积相关线有相同的变化范围。(2) 树干表面积与叶表面积回归线的斜率近于平行,当对不同物种和个体共同处理时,平均的木材径向增加的厚度随着植株的增大而增大(表 4-4 和 Whittaker, 1962)。因此去皮和带皮茎材生产量随增株的增大而增加,其增加程度较借以维持其生长所需光合量的叶表面积更大。(3) 虽然去

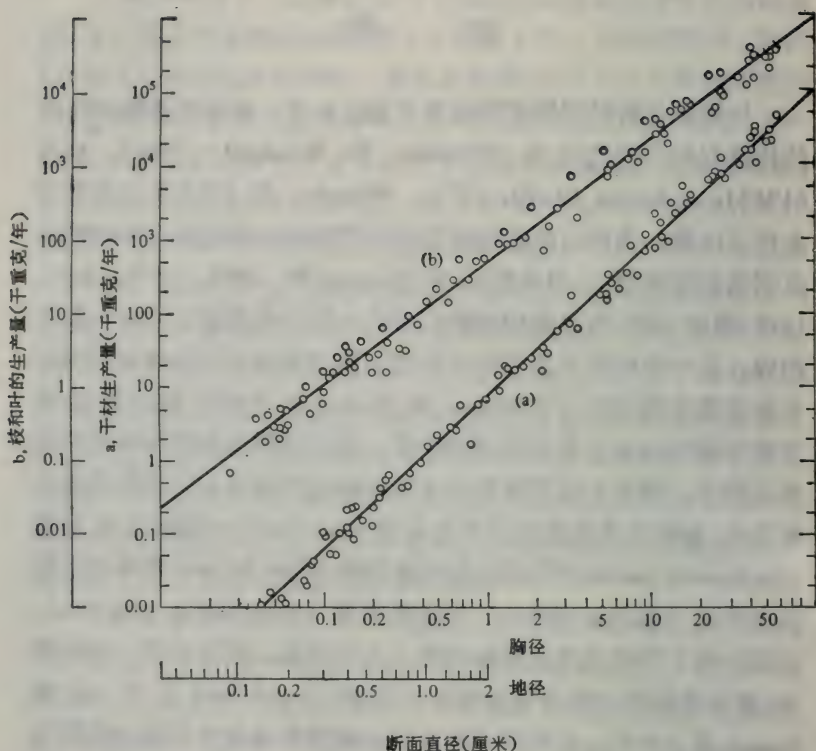


图 4-1 茎材生产量的种内回归 (a) 活枝和叶的种内回归 (b) 其中植株的安排顺序是从小灌木到中等大小的林木(Whittaker 和 Woodwell, 1968)

皮干重量较枝重量增加为快,但对枝的解剖表明,其表面的增加较树干的表面积增加大为加快,而去皮与带皮枝生产量的增加则较小于去皮的茎生产量的增加,但较叶生产量和叶表面积增加为快,根据(2)的事实表明木本植物愈大,其生长和呼吸所需要的表面积和质量也愈大,这不仅是维持单位叶表面和光合作用的树叶愈多(见图 4-6)。(4) 叶面积和叶面所具有的非光合组织之比成为不利条件这一点在种内和种间均有相当大的变化(对于一定光量和其它能源水平而言),但是对于木本植物体大小的极限可能有很大的关系。

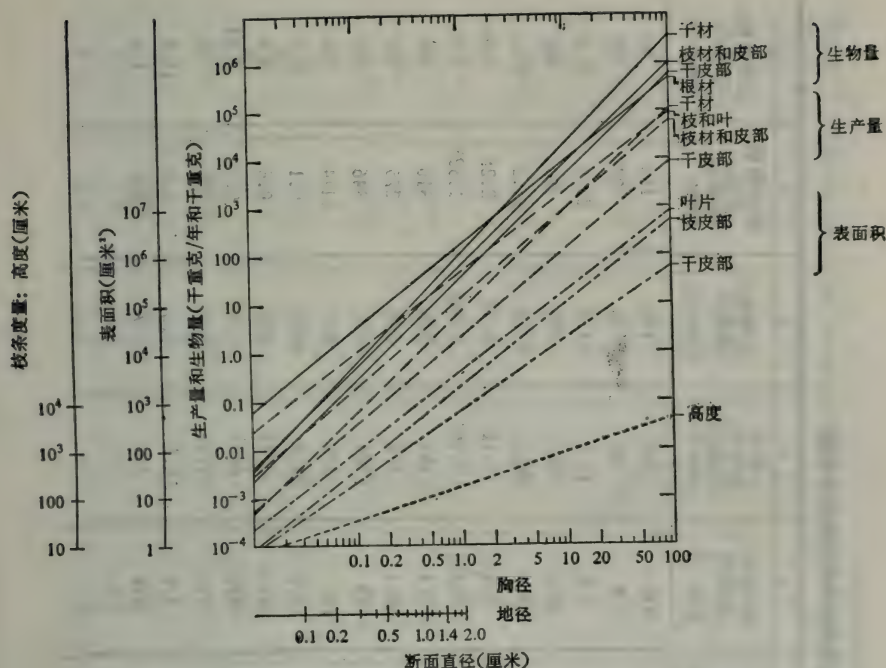


图 4-2 按小灌木到中等大小的林木就胸径或地径(小灌木)依次排列的植物不同维度的种内回归线 (Whittaker 和 Woodwell, 1968)

表 4-5 举出了某些最有用的种间回归方程。布鲁克黑文回归式则适用于灌木与较小而又未郁闭的落叶林木；哈巴德河回归式适用于小到中等大小的中生性落叶林木，对大林木则在采伐前有一段生长于部分开阔条件下的历史。这些回归式可适用于其它温带落叶林，但是不适用于顶极林分，还没有发表过关于大型针叶林木的生产量的回归式。某些日本的种间生物量回归式已经转换为美国实用单位相应的回归式，并列举于表 4-5 中。

表 4-6 说明了维量分析应用于七个森林与林地群落的结果。布鲁克黑文和哈巴德河值是以详尽的研究为根据的；圣卡塔利娜样本应用了某些重要物种地上部分的维量分析；斯莫基思(Smokies)样本是根据估算的比值和文献中的某些回归式。关键性的结果是地上部分净生产力值，对于其中四个森林群落(表中的 4-6 列和 8



表 4-6 七个温带森林和林地的综合概述\*

1	2 矮针叶树 林, 薄皮, 成熟林 SCM-52	3 松-栎 林地, 成熟林 SCM-51	4 栎-松林, 幼龄林 BNL-60	5 混交 落叶林, 幼龄林 HB-71	6 谷地林, 成熟林 GSM-23	7 美国鹅掌 楸林, 幼龄林 GSM-22	8 云杉林, 成熟林 GSM-29
林分测定值							
树干(>1厘米/0.1公顷)	57	278	185	129	145	182	84
林冠高度(米)	3	10	9	20	36	27	25
林木高的加权平均(米)	2.7	7.5	7.6	16.9	34.0	22.4	21.3
林木年龄的加权平均(年)	65	46	43.3	124	222	29	161
树干基面积(米 <sup>2</sup> /公顷)	4.3	26.0	15.6	26.3	54.2	34.2	55.6
平均木材半径增量(毫米/年)	0.28	0.39	0.86	1.12	0.73	2.28	0.96
断面积增量(米 <sup>2</sup> /公顷/年)	0.034	0.238	0.356	0.464	0.445	1.325	0.54
树干蓄积(米 <sup>3</sup> /公顷)	9.5	99.4	75.4	194	720	310	650
茎材蓄积(米 <sup>3</sup> /公顷)	7.1	76.1	59.4	176	650	275	590
抛物体体积估计值(米 <sup>3</sup> /公顷)	6.6	97.8	70	204	851	346	547
估计蓄积增量(厘米 <sup>3</sup> /米 <sup>2</sup> /年)	4.6	66.2	159	379	547	1444	534
生物量累积比(克/克)	10.1	25.5	7.7	14.4	45.6	9.1	34.7
树干表面积(米 <sup>2</sup> /米 <sup>3</sup> )	0.03	0.27	0.30	0.41	0.6	0.6	0.6
树干锥体表面积	0.02	0.17	0.21	0.34	0.50	0.51	0.52
枝表面积估计值(米 <sup>2</sup> /米 <sup>3</sup> )	0.26	1.7	1.2	1.98	1.6	2.2	—
叶面积比(米 <sup>2</sup> /米 <sup>3</sup> )	2.0	3.7	3.8	6.1	6.2	7.4	14.8
叶中叶绿素量(克/米 <sup>2</sup> )	1.0	1.8	1.9	2.4	2.2	2.1	3.0
透光率(%)							

透过乔木的	91.2	42.7	13.0	—	0.9	0.9	3.8
透过灌木的	12.7	34.2	6.0	—	0.8	0.7	2.6
透过草本的	12.7	34.0	5.9	—	0.2	0.7	1.4
地上部分生物量 (干重克/米 <sup>2</sup> )							
乔木	1530	11350	6403	16085	50000	22000	34000
灌木	341	17	158	15	7	2	96
草本	3.1	3.4	2.2	4	38	1.5	22
菌藻植物	4.4	0.2	tr.	tr.	20	4.9	40
乔木百分率							
茎材	46.5	54.1	54.8	65.0	77.4	73.5	76.3
茎皮	12.7	15.5	12.7	6.8	7.0	6.9	7.8
枝	31.4	24.6	24.6	26.3	14.8	17.7	11.9
叶和嫩枝	9.4	5.8	7.9	1.9	0.8	1.9	4.0
地上部分净生产力(干重, 克/米 <sup>2</sup> /年)							
乔木	65	435	796	898	1050	2400	980
灌木	117	6.7	61	4.3	1.5	7	22
乔木百分率							
茎材	10.1	17.3	18.7	28.5	38.1	42.0	38.0
茎皮	2.6	4.6	3.3	3.0	4.5	5.1	4.4
枝	19.3	20.7	24.3	29.7	19.7	26.2	18.1
叶和嫩枝	61.8	54.0	50.9	35.7	35.5	22.1	36.9
果实	6.2	3.4	2.8	3.1	2.2	4.6	2.6

\* 亚利桑那州的圣卡塔丽娜山区 (SCM, Whittaker 和 Nicring, 1975, 以及 Whittaker 和 Woodwell, 1969) 纽约州的布鲁克黑文国家实验室 (bNL, Whittaker 和 Woodwell, 1969) 新罕不什尔州的哈巴德河 (HB, Whittaker 等 1974 低海拔地带) 以及田纳西州的大烟山区 (Great Smoky Mountains) (GSM, Whittaker 1966)。

列)而言是 860—1050 克/米<sup>2</sup>/年。很多生长于优良环境的温带森林群落的地上部分其净生产力集中于 1000—1200 克/米<sup>2</sup>/年范围内,包括根部在内的生产量的相应范围是 1200—1500 克/米<sup>2</sup>/年(Whittaker, 1966)。表中 5, 6 和 8 列的三个森林群落就在这一范围内,而第 4 列中布鲁克黑文森林群落具有高的根生产量,竟在该范围下限的边缘(1195 克/米<sup>2</sup>/年,指地上和地下部分)。该范围既可应用于顶极森林群落也可应用于一般幼龄林及其生长已达到成熟的森林。某些森林具有特别优良的环境(例如海岸红杉林、泛滥平原森林),其生产力可以比上述范围高出一定数值,某些速生幼龄林,如表 4-6 中第七列的美国鹅掌楸(*Liriodendron tulifera*)林。而处于不利环境中的森林群落,其生产力低于上述范围,地上部分通常在 600—1000 的范围内,而地上部分和地下部分合计在 800—1200 范围内。

第 2 和第 3 列为疏林地,即生长于空旷地的小树群落,尚未形成稠密的林冠,通常有发育良好的下木。温带的疏林地和灌木(包括荒原)群落的生产力多数在 250—800 克/米<sup>2</sup>/年范围内(Whittaker 和 Niering, 1975)。表 4-6 中第 2、3 列以及表 4-3 的栎树-石楠林和石楠灌丛的生产力均在这一范围以内,很多草地的生产力也属于这个范围。这三种类型的群落(疏林地,灌木丛和干草地)出现于不利于郁闭森林群落生长的环境内,而又较荒原为有利的环境,并具有相似的中间型生产力的范围。

表 4-6 也说明森林群落的生产力高度集中于主林层之中(98%, 99%, 甚至更多)。很多疏林地中下木占其生产力的相当部分,其中某些(如表 4-6 中第 2 列)下木生产量超过了极为稀疏乔木层的生产量。森林群落生产量的最大部分是由干材,活枝和叶所占有,在许多森林群落中这三者之一均能达到地上部分生产量的 30—40% 以上,而枝生产量则占地上部分生产量的 20—30%,但在密林中较低,特别是针叶林(Madgwick, 1970; Satoo, 1971),而在某些幼龄林和未郁闭林分中则较高。果实生产量估计值常常在 1% 到 5% 之间,花和芽鳞的生产量则较小(在哈巴德河分别为



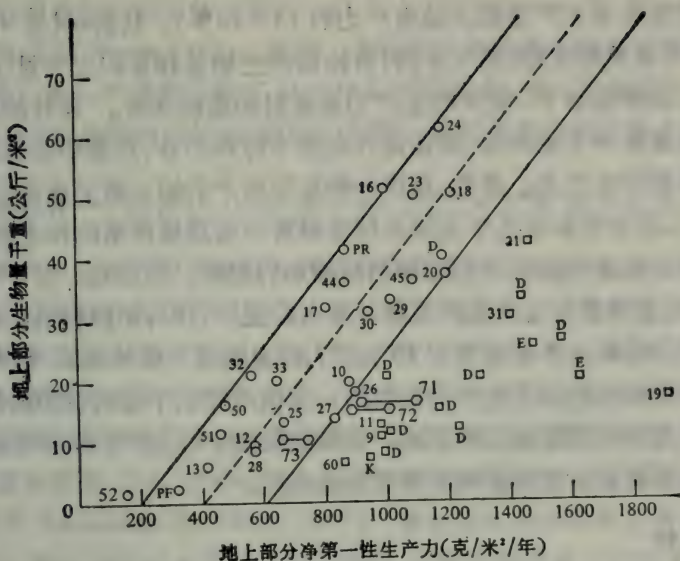


图 4-3 与净第一性生产力相关的森林与林地的地上部分生物量。圆点表示顶极与近似顶极的林分;方块点表示未成熟林分;仅仅由圆点所拟合的折线是,  $\text{重量} = 0.0625 \times \text{生产量} - 25$ 。资料引自本文第一名作者的森林生产力样本。Whittaker (1963, 1966), Olson (1971), Whittaker 和 Woodwell (1969), Whittaker 和 Niering (1975); Whittaker 等 (1974), 以及引自 Duvigneaud 等 (1971, D), Kestemont (1971, K)

林群落中根生产力约占总生产力的 15—20%)。幼龄林(第 4、5、7 列)与成熟林比较(第 6、8 列)有较低的生物量和累积生物量比,而且在很多情形下,较大的生产力是枝材和皮的部分。森林的生物量高度集中于主林层,而且是乔木的干材积部分,其集中的程度超过森林的生产力。最后,森林生物量与生产力的一般关系如图 4-3 所示,图中倾斜带几乎全部由顶极群落与亚顶极群落的样本组成,其中生物量有随生产力的增加而增加的趋势。相反地,对于未成熟林,生物量与生产力的关系有很大的变异,并与年龄有关。在倾斜带内的样木单元值低于 15 公斤/米<sup>2</sup>者则属于疏林地。带与水平轴的交点标志了生产力的范围,在该范围以下而占优势的植被已不是乔木而是灌木和草地。更替现象发生时生产力水平可因气候的不同和火灾的影响而有很大的差异。

## 稳定性

在二项研究中,于 5 个标准的 0.1 公顷样地组成的组内由估计生产力测定其离散性。在大烟山区的一组云、冷杉样本中(Whittaker, 1966),根据严格的测定,估计蓄积量的变动系数为 4.0%,而断面积和蓄积的变动系数则较高 15.8% 和 23.0%。云、冷杉样地的密度和蓄积的变动是由于更新循环——在某些样地单元中比另一些样地单元有较多的老树死亡和较多的幼树更新。然而,在较密的林分中具有较低的木材半径增量,若不考虑材积差异,则在这些林分材积增量是集成的。布鲁克黑文的松-栎林样地(Whittaker 和 Woodwell, 1969)蓄积生长的差异是由于火灾以后的结果,而估计蓄积增量则有较大的变异( $CV = 11.8\%$ ),这可能是生境位置差异的影响。

虽然对混交林来说相关法几乎是不可避免的,但是统计处理使问题在这里不能分辨得很清楚。在处理林木时各点对于回归线的离散度是大的,因此对各株林木的估计误差也可能是大的,在布鲁克黑文的硬叶松(*Pinus rigida*)和白栎(*Quercus alba*)林分内,活枝和叶生产量在胸径上的对数回归方程求得相关系数为 0.98 与

0.96,但是相对误差估计值为 1.27 与 1.45(Whittaker 和 Woodwell, 1968;比较 Bunce,1968)。这后二个值意味着各点对回归线的期望偏离在第一种情况下是在 21—27% 范围以内,第二种情况下是在 31—45% 范围内(对于对数回归方程,相对误差的估计值 1.27 就

意味着有一个范围从  $1.27y$  至  $\frac{y}{1.27}$ , 因此, +27% 至 -21% 就是

林木大小分布的中央部份)。作为样本误差的部分估计, Andersson (1970)在林分的样方中按物种求对回归的离差,对生物量估计值的 95% 置信限为 3.5—4.6%,对生产量估计值为 6.5—9.7%。

虽然,  $\log_{10}y = A + B\log_{10}x$  型的回归方程从生物学和数学上可以成为普遍适用于林木维量值的方法,但是对数计算可以引起系统性误差(Zar, 1968; Madgwick, 1970; Crow, 1971; Baskerville 1972; Beauchamp 和 Olson, 1973) (其它公式也存在其本身的问题)。对于自变量  $x$  的每一变化范围,对数变换能减低因变量  $y$  的高值对于低值在计算回归估计值上的效应。这种效应正如回归线所拟合的是  $y$  在  $x$  变化范围以内的几何平均值,而不是算术平均值,而几何平均值小于算术平均值,对于一定的  $x$  值,  $y$  的回归估计值将系统地小于在  $x$  处  $y$  的一组实际测定值的算术平均值,当这样的回归应用于森林群落样方中的乔木时,其生物量可能低估 10—20%。这个误差的校正方法由 Baskerville(1972)和 Beauchamp 以及 Olson (1973) 作过讨论。

应当注意到相关关系的进一步的性质,对于一定的回归式和所定的  $x$  值,当离散度与  $y$  的平均值成比例,  $y$  值明显地按对数正态分布时(我们未发表的资料),则  $y$  的误差(E)为  $y = EAx^B$  式而不是  $y = Ax^B + E$  (Baskerville, 1972); 并且对于样本中大树的估计值,其误差在生物量估计值上的效应远远大于小树的误差。而对数变换效应的检验是根据几组样木用计算对数回归值的方法进行的,对于这些样木,根据回归方程估计其生物量值和生产量值,并将估计值之和与实测值之和进行比较(Whittaker 等, 1974)。估计并不是一贯的高,而是忽高忽低,很大程度上取决于样木组中



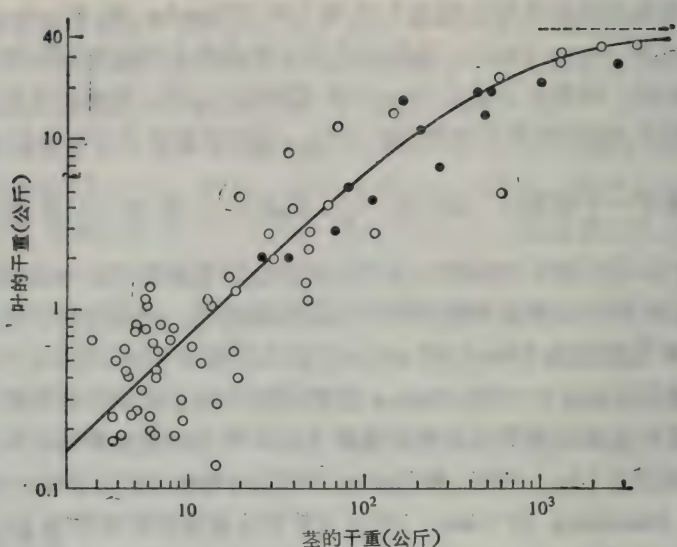


图 4-4 在泰国的热带雨林中关于个体林木的叶干重对于茎干重所拟合的双曲线 (Ogawa 等, 1965) 拟合的曲线方程是:

$$\frac{1}{y} = \frac{13.75}{x} + 0.025. \quad x, y \text{ 的单位是公斤}$$

最大林木的估计误差。在某些情况下, 对数变换的校正数可以改正生物量估计值, 但是可能有其它的误差使改正值对于这种误差是可以略而不计的 (Beauchamp 和 Olson, 1973)。生产力估计值中还包括二种其它的误差——过高估计枝材与皮的生产量 (Whittaker, 1965) 以及过高地估计大林木与衰老林木的生产量 (Ogawa 等, 1965; Whittaker 和 Woodwell, 1968) 的倾向。这些误差与对数变换估计值相反, 因此对数变换的校正值对于大多数森林生产力的估计值将不会有显著的改正。

根据皆伐样方用已知生物量值检验回归估测值的研究是很少的, 并且不能应用于混交林分, 况且还缺乏用这种方法检验的生产量估计值研究。Satoo (1966) 在这样的生物量估计的研究中发现对数回归对叶重量多估计了 1—9%。Satoo (1966, 1968b) 和 Ovington 等 (1968) 取得了根、茎、叶的平均林木重量的估计值,

与若干株平均断面积林木的平均值的实际值相差在7%以内。Madgwick (1971) 发现干重量的重复回归估计值的平均值在不选择自变量时是在实际值的2%范围内,由20株林木所取得的这些重复估计值的标准离差是4.5%,由5株林木所取得的则为5—7%。由于各种不同的自变量,叶通常多估计了6—10%。枝重量估计值的变动较大,如以20株样木为依据时,其标准差是平均值的11—16%,如以5株样木为依据时则为16—21%。这表明平均木法和回归估计法对于这一老的松树林分而言并无多大差异。Crow (1971)的重量估计法以平均断面积平均木为依据,则离回归估计值对于材为1.6%,对叶量为4.7%,对枝量为7.0%。Ribe (1973)发现用对数回归式作维量分析时对于小的落叶灌木林而言,总生物量的估计高出6%,叶11%,枝13%,茎3%。这些研究对于同龄林干重的估测技术提供了一种安全度,然而为了研究异龄林中较为复杂的生产量问题,还需要作较多的探索。

经验对我们提出了某些警告。第一,在作维量分析时人们倾向于选择生长旺盛,树形良好的林木,除非是有意识地消除这种倾向。而对于“良好”样木的选择就意味着对生产力的过高估计。因为,生产力是根据这些林木所得的现地样方资料确定的回归式而求得的。第二,最大误差常常来源于回归式最大样木的值(Ogawa等,1965; Whittaker 和 Woodwell, 1968)。如果在有许多衰老或树冠部分受破坏的林分中的大树群体中抽了特别“良好”的植株个体,回归线的斜率将受这一个体的影响而发生偏向。在样方中对少数大林木的生产量估计将造成对大多数这样的林木的生产量的过高估计。因此,用某些方法去控制大林木的估计值误差就显得很重要:(1)尽可能地抽选能代表其大小范围的典型条件的大林木作维量分析。(2)用生长率或个体林木的条件对样方中开始衰老的大林木作生产量估计值的校正值。(3)使用双曲线方程(Ogawa等,1965; Yoda, 1968)。最后一点(图4-4)对大部分生产量估计而言并不是都需要的,但是在某些林分中,为大林木的某些特征(特别是叶生产量)提供了比通常的相关方程较好的拟合方程的模

式。

第三,应用各种维度的维量值作为自变量比仅用胸径作自变量能减少产生误差的部分来源(Whittaker 和 Woodwell, 1968; Madgwick, 1971)。使用维数上相关的变量的回归方程(如叶面积对于圆锥体表面积,枝重量对于干重量或干材积)并不能比用胸径作自变量的回归方程显示估计值相对误差一致性的优点。然而,应用其它自变量可能有某些优点,就是能较好地表示林木中个体的差异。如果选用抛物体体积作为自变量而不用胸径作自变量,则一株树冠被破坏的林木的干重量和枝重量就可以作出少得多的过高估计。一株具有窄年轮的被压木或衰老木,其木材和枝生产量用估计的蓄积增量作自变量要比用胸径作自变量进行计算为好。当根据一林分的样木取得的回归式用于另一林分时,对一定大小的林木,后者在其高与径的关系以及平均木材半径增量上均有所不同。如果根据用树高表示的自变量(抛物体体积)取得生物量估计值和用木材生产率表示的自变量(估计的蓄积增量)取得生产量估计值时,对于第二林分,计算值误差可能较小。

最后,我们可以用不同回归式在一定的样方中同时对生物量和生产力的计算结果作出评论,这就可能成功地建立和利用生物量对于根据大量物种的综合资料的胸径或抛物体体积所取得回归式(Ogawa 等,图 1 和图 2,1965; Kira 和 Shidei, 1967; Whittaker 和 Woodwell, 1968; Bunce, 1968; Andersson,1970,1971)。对于一定的物种,回归线斜率在不同的环境条件下是有所不同的(Satoo, 1962; Bunce, 1968; Whittaker 等,1974),但可以合理地根据与之有相似生长型的其它林木种群的回归方程去估计样方的生物量;相反地,根据(1)由相同的维量分析样本,用不同的自变量计算的回归式,或者根据(2)由相同的自变量从不同的而又显然相似的林木种群的维量分析样本计算的回归式去估计生产力可以有很大的差异。因此,根据不同的回归式对于生产力进行相同的计算是不能予以保证的。对于一个森林群落的生产力估计应以维量分析样本和尽可能完全适用的回归式为依据,并在应用这些回归式时仔



细分析可能产生的误差根源。

进一步研究此方法显然是需要的，除了明显需要研究根和枝的生产量估计值外，还需要研究此方法的误差来源和置信限。这种研究的结果将有助于另一个目标——了解技术上可能简化的步骤。包括成组林木的维量分析在内的生产量测定是很艰巨的。可以用附加植物种群的维量分析来缩短周期，但是进一步的工作在于把估计生产量的范围——这应区别于生物量估计——扩大到根据种间回归方程或者不同于所应用回归式的种群维量分析。大多数可用的回归式是以小的或中等大小的林木为基础的，这些回归式不能用一定的置信度外推于大林木。大林木的维量分析是需要的，将来，这样的分析应该包括完整的林木，并同样地取得生物量和生产量的测定值和回归式。林学家和生态学家应该完成这样的工作，即对于商品材和总森林生产力应以广泛的资料对森林维量值进行较精确的测定。

## 在热带森林中的应用

在布鲁克黑文发展起来的维量分析技术是完全取决于年龄和生长率的那些标志——年轮和芽鳞痕——大多数出现在温带林中作为生产力估计之用。可是不能用这种形式去解释热带的根本问题——异龄老林或顶极森林的净生产力，在气候下形成的年轮尚未有季节性的差异。如要将这种方法推广到热带林(试比较 Müller 和 Nielsen, 1965; Kira 等, 1967; Kira 和 Ogawa, 1971; Jordan, 1971)则包括有：(1)在一年或更长的时期内注视样方中全部林木的生长和死亡，并测定其个体林木的直径增长量(如果可能则应测其高)；(2)至少应得出作维量分析的林木生物量对直径(或高度)的回归；(3)于研究周期的始期与末期在样方中应用这些回归方程求得茎与枝的生物量计算值，并用这些值相减得树干生产量(如有可能将去皮和带皮的生产量分开)；(4)用根/枝条生物量比乘以枝条生物量，或者在研究期内用根失落量的校正值，由根的增加量求

得根生产量的估计值；(5)根据收集的枯枝落叶，并经校正后的叶失落量，或者根据物种的叶生物量和叶周转时间求得叶生产量的独立估计量。

这些方法与其有关的方法对于热带林的应用仅是初步的结论。某些热带演替森林的生长率只不过是些传说而已，曾经认为热带森林的生产力将大大超过温带群落 (Becking, 1962)。然而现实却表明了大多数温带林与热带林的生产力具有相同的幅度 1000—3000 克/米<sup>2</sup>/年 (Whittaker, 1966; Brunig, 1974)，只不过热带林较普遍地具有高值，由此其平均值亦较高，这与本书第 8 章中 Murphy 所讨论的相同。

## 根系和枝条的关系

### 掘取

地上部分生产力的研究受到结构复杂性的影响，而地下部分的生产力的研究还受到根系难于取得的影响。关于根系生产量的知识比枝条生产量较为原始，而且我们所知道的许多有关于现有根量的亦仅限于或者基于不成熟的资料，就是这个量也来之不易。其测定的二个主要方法是以土壤体积内根量为基础的方法和以植物个体的根量为基础的方法。

Bray 等(1959)(亦见 Ovington 等, 1963; Wein 和 Bliss, 1974) 把一个圆筒形的土心掘取器以大锤砸入土壤以取其样品，从中将根系分离出来，并确定单位表面积根量。土壤样本的变异性随着位置的不同(类似于土壤其它特征)而有很大变化，并需可观数量的样品才能求出稳定的平均值。Lieth (1968) (见 Schuster, 1964; Jenik, 1971; White 等, 1971) 挖掘深于 1 米的地坑获得玉米 (*Zea mays*) 的根量，在地坑的一侧是平整的垂直面，取出 20 厘米见方的土壤立方体，以代表土壤在不同深度的情况。不论是土心或土壤立方体，首先将土壤样品弄碎，用手取出较大的根，然后在一个筛子里冲刷剩余的土壤而保留细根，即得出根系的重量，在可能时应

区分不同物种的根，并从不同物种的根系样品中分别得出生物量值。

掘取土心和挖地坑在草地上是易行的，但对于森林群落较为通用的是掘取植株个体的根系。虽然这种掘取是很费工的，如 Lieth (1968) 观察的那样，取得一个样品的一张根量图较其它的组织的全部劳动量还要多出 3—5 倍，取得根系资料的困难是随着植株的增大按指数规律而增加。对于林木，如果要使所得资料有用，在掘取林木时，有关掘取中节省劳动的方法是需要的。

在某些情况下，如果在研究的群落中可以开进一辆装有高压水龙的水车，则从土壤中冲洗而得到根量是容易的。此时无论挖出的或者未挖出的根均可用软管喷水，冲洗长着根系的土壤，使土壤脱落而根系保持完整，当然，细根的某种脱落是不可避免的。对于较大的根折断后可以用以下的方法加以校正。如果可用冲洗法，则研究者就可以幸运地在根系资料收集中既保证质量，又可以使工作易于进行。

研究远离道路的山区植被的人是没有这种好运气的。在各种不同的山区森林和灌木群落中，根系必须在不能用水的情况下掘取，并且必然会有由于折断而造成的失散。在作者关于灌木和演替乔木的工作中 (Whittaker, 1962; Marks, 1971, 1974) 是手持铁锹和铁瓦刀并用极大耐心才掘取到相当完整的根系。对于更大的灌木和乔木，为了取得完整的根系需要大量的时间和高度的耐心。这种方法对于发掘一个植株上未断落根的主要部分，或该植株的根与其它植株的根相混的散落部分是可行的。那些有全部支根的断落部分，则可通过其基部直径，把它与植株上的断口直径相配，以求得在掘取中根部散失部分的鲜重估计值。然后，这个重量可以与根系其它部分转换为干重。即根系或样品的鲜重称重和干重称重的干重量。

最后，对于林木的根系的掘取可借助炸药 (Whittaker 和 Woodwell, 1968; Whittaker 等, 1972)。爆炸物随根系的增大而增加，并埋在根颈周围和根颈下面，以便使根系就能从土壤中抬起来，并使



较大的根颈炸成便于处理的小块。将这些小块根颈聚集起来，留在爆炸坑里的大根尽可能用手挖取，并将其基端与根颈的折断口配接起来。然后将根颈上还连着的根切下与掘出的根放在一起，进行称重，记录根系末端折断的直径值。在一定种的一组林木在掘取过程中，在根系分布范围内，用手挖或冲洗的方法尽可能完整地挖取样根。由一组样根计算出关于根的干重量对于根的断面直径的回归方程。由这些回归方程式根据所记录的折断末端的直径值，估计在挖取过程中散失的根干重量。在哈巴德河森林群落的落叶林中，根系的种间回归方程式是(Whittaker 等, 1974)  $\log_{10} RDW = -2.1604 + 2.0705 \log_{10} RBD$ ，对于 190 个根系的相关系数是  $r = 0.947$ ，其中  $RDW$  是干重克数， $RBD$  是厘米为单位的根断面直径值。哈巴德河的红皮云杉 (*Picea rubens*) 林的 64 个根的回归式为  $\lg RDW = -2.1427 + 2.0442 \lg RBD$ ；布鲁克黑文国家实验室作的三个灌木种[灌丛栎 (*Quercus ilicifolia*)、黑越橘 (*Gaylussacia baccata*)、旱生乌饭 (*Vaccinium vacillans*)] 的根的回归式为  $\lg RDW = -1.1208 + 2.2085 \lg RBD$  (Whittaker 和 Woodwell, 1968)。然而，某些物种与生境之间在根的尖端方面有所不同，某些种的同一根系的上部根和下部根之间也有差异，某些种有着显著不同的差异，垂直根随着深度而迅速变细，而水平根则缓慢地变细，这二种类型的根系对于布鲁克黑文的硬叶松 (*Pinus rigida*) 林而言，它们的回归分别为垂直根  $\lg RDW = -1.4309 + 2.2907 \lg RBD$ ，而水平根  $\lg RDW = -0.8303 + 2.1325 \lg RBD$ 。

## 根/枝比

从土壤样方中取出的根可以直接作出单位地表面积的根量。然而，更普遍地是根据掘取植物个体的根求得的根与枝的干重量之比。平均的根/枝比可应用于群落的地上部分生物量测定值，并给所需的地下部分生物量(当然，对于有地下茎的植物，其地下部分/地上部分的比值不是实际的根/枝比，虽然，我们将照样应用这个比值)。

根/枝比在同一群落中也不是均匀一致的,比值和根系型的不同可能部分是种间小生境分化的结果——分化就是群落中可以以不同方式利用空间和资源。表 4-7 编入了某些根/枝比,如第 6 列所示,这些比值在不同植物和群落间可以有很大差异 (Bray, 1963; Monk, 1966; Rodin 和 Bazilevič, 1967, 1968)。某些一年生草本植物对地下部分生产量的利用是最经济的,根/枝比可以低于 0.1,某些多年生草本植物则相反,将其生产量的最大部分输给地下部分,根系的根量为枝量的 3—5 倍。它们的地下部分的结构(也包括根状茎或其它地下茎)作为植物渡过不利季节的保护基础,同时地下部分的营养储藏能供给第二年夏季早枝的生长。某些具有根状茎系统的灌木也有很高的“根”/枝比(表 4-7,乌饭属 *Vaccinium*, 黑越橘 *Gaylussacia* 等)。如对火灾有适应能力的群落中某些灌木有很大的根茎[灌丛栎(*Quercus ilicifolia*),其它灌木尖山柳(*Clethra acuminata*),白花荚蒾(*Viburnum alnifolium*)]的根/枝比近似于小树。

表 4-7 中有二种林木[在布鲁克黑文的白栎(*Quercus alba*)和红栎(*Quercus coccinea*)]有很高的根/枝比,因为在这种林分内,与对火灾具有适应能力的灌木林相同,根颈是经过多次火灾而存活下来的,与其现生枝条相比,真是老而又大。对于很多林木,根/枝比的范围是实生苗稍大于 0.4,幼树为 0.2—0.3,大树则在 0.2 以下 (Ovington, 1962; Art 和 Marks, 1971)。对于一定的种,根/枝比随年龄的增加而递减[大杜鹃(*Rhododendron maximum*)和糖槭(*Acer saccharum*)]并随着环境干旱程度的增加而增加 (Bray, 1963; Whittaker, 1962; Harris 等, 1973)。从 Möller(1945, 1947)的早期著作以来,比值 0.2 就一直作为林木的近似中间值,而近期的周密研究(在 Hubbard Brook 所掘取的 81 个根系, Whittaker 等, 1974),确定垂直分布带阔叶林群落中的平均值是很接近于该值的(0.18—0.21),对火灾适应的布鲁克黑文森林群落的平均值则高达 0.59。对于几种灌木和小树,其综合根/枝比与植物大小的关系,由 Whittaker 和 Woodwell (1968) 用一个回归表示:  $\lg(\text{根/}$

表 4-7 陆地植物的根/枝比例<sup>1)</sup>

陆 地 植 物	1						数据来源
	干 重 百 分 比:						
	2	3	4	5	6	7	
叶和嫩枝	枝	干和枝	根	根茎*或根状茎+	根/枝比		
一年生草本							
蕃茄 ( <i>Solanum lycopersicum</i> )	92			8	0.09	Lieth (1972)	
草原决明 ( <i>Cassia fasciculata</i> )	88			12	0.133	Monk (1966)	
向日葵 ( <i>Helianthus annuus</i> )	91			9	0.10	Lieth (1972)	
玉米 ( <i>Zea mays</i> )	66			34	0.05	Lieth (1972)	
黑麦 ( <i>Secale cereale</i> )	82			18	0.22	Lieth (1962)	
猪殃殃 ( <i>Galium aparine</i> )	86			14	0.09	Struik (1965)	
美洲豚草 ( <i>Ambrosia artemisiifolia</i> )	92			8	0.09	Struik (1965)	
多年生草本							
湖沼苔草 ( <i>Carex lacustris</i> )	67			33	0.50	J. M. Bernard (私人通信)	
美洲须芒草 ( <i>Andropogon scoparius</i> )	82			18	0.22	Lieth (1968)	
针叶黍草 ( <i>Panicum aciculare</i> )	74			26	0.354	Monk (1966)	
黄假高粱 ( <i>Sorghastrum nutans</i> )	17			83	4.8	Bray 等(1959)	
羊茅草(高山) ( <i>Festuca ovina</i> )	69			31	0.44	Scott 和 Billings (1964)	
干草草原	15			85	5.7	Rodin 和 Bazilevič (1967)	
三叶草 ( <i>Trifolium parryi</i> )	23			77	3.4	Scott 和 Billings (1969)	
戟叶铁扫帚 ( <i>Lespedeza cuneata</i> )	69			31	0.45	Monk (1966)	
宽叶香蒲 ( <i>Typha latifolia</i> )	34			66	1.98	McNaughton (1966)	
甜茅 ( <i>Beta</i> sp.)	25			75	3.0	Lieth (1962, 1972)	
马铃薯 ( <i>Solanum tuberosum</i> )	42			58	1.38	Lieth (1962, 1972)	



丛生福槲参 ( <i>Phlox caespitosa</i> )	62	38	0.6	Scott 和 Billings (1964)	
露珠草 ( <i>Circaea quadrisulcata</i> )	67	33	0.5	Struik (1965)	
灌木					
蓝越桔 ( <i>Vaccinium vacillans</i> )	30.9	12.0	7.6	49.5+	Whittaker 和 Woodwell(1968)
黑越桔 ( <i>Gaylussacia baccata</i> )	17.6	25.8	6.4	50.2+	Whittaker 和 Woodwell(1968)
灌丛栎 ( <i>Quercus ilicifolia</i> )	15.4	11.7	38.8	34.1*	Whittaker 和 Woodwell(1968)
山月桂 ( <i>Kalmia latifolia</i> )	10.0	31.0	55.0		Whittaker (1962)
大杜鹃(小) ( <i>Rhododendron maximum</i> )	51.2	18.6	30.2		Whittaker (1962)
大杜鹃(大) ( <i>Rhododendron maximum</i> )	13.1	49.7	37.2		Whittaker (1962)
帚石南 ( <i>Calluna vulgaris</i> )	19.4	28.4	52.2		Forrest (1971)
尖叶山柳 ( <i>Clethra acuminata</i> )	9.7	54.1	36.2		Whittaker (1962)
白花美蒨 ( <i>Viburnum alnifolium</i> )	8.1	56.7	35.2		Whittaker (1962)
石炭酸木 ( <i>Larrea divaricata</i> )	6.6	67.3	13.8	12.3*	Chew 和 Chew (1965)
林木					
竹 ( <i>Phyllostachys bambusoides</i> )	16.9	45.0	16.5	21.6+	Numata (1965)
矮针槲 ( <i>Prunus pensylvanica</i> ) (演替林)	10.0	76.0	14.0		Marks (1971)
白栎 ( <i>Quercus alba</i> ) (火烧过)	7.3	48.6	24.6	19.5*	Whittaker 和 Woodwell(1968)
红栎 ( <i>Quercus coccinea</i> ) (火烧过)	7.9	62.8	16.4	12.9*	Whittaker 和 Woodwell(1968)
山槭 ( <i>Acer spicatum</i> ) (小树)	2.8	74.4	9.1	13.7*	Whittaker 等(1974)
槲 ( <i>Corylus avellana</i> ) (小树)	5.7	74.8		19.5	Andersson (1970)
糖槭 ( <i>Acer saccharum</i> ) (成熟林)	1.5	83.2	9.8	5.5*	Whittaker 等(1974)
糖槭 ( <i>Acer saccharum</i> ) (小树)	4.4	71.0	13.6	10.9*	Whittaker 等(1974)
栎 ( <i>Quercus robur</i> ) (成材)	2.4	82.4		15.2	Andersson (1970)
硬叶松 ( <i>Pinus rigida</i> )	9.8	70.4	10.0	9.8*	Whittaker 和 Woodwell(1968)
红云杉 ( <i>Picea rubens</i> )	7.4	66.9	16.0	9.7*	Whittaker 等(1974)
热带落叶林	91.3			8.7	Greenland 和 Kowal (1960)

a) 根/枝比对本植物是比较根系与木质化枝条(杆材,枝材和度)

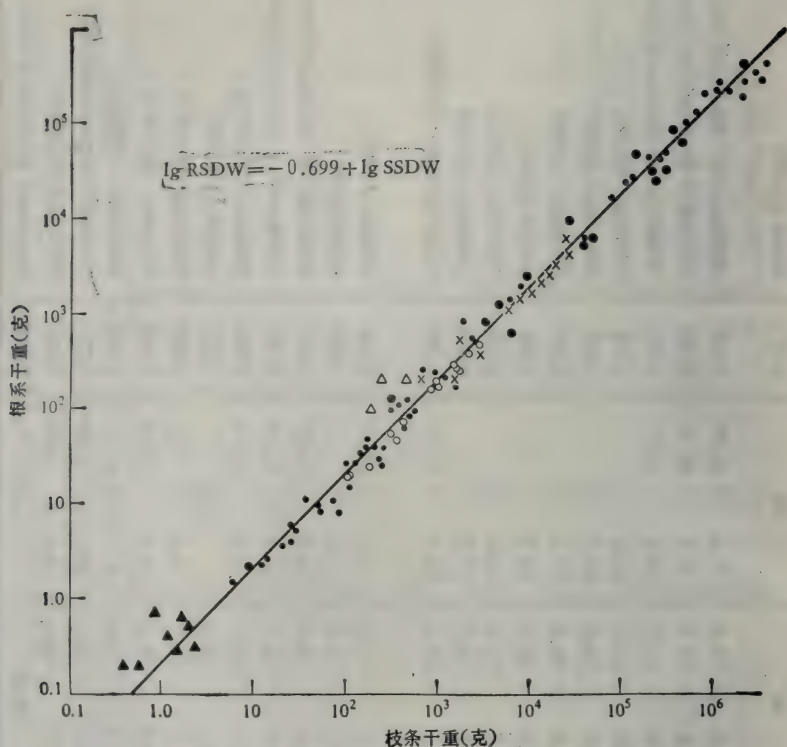


图 4-5 根系干重对枝条干重(包括叶在内)的不同种个体林木的回归线, 根据作者与其他作者的资料 (L. K. Forcier 关于糖槭实生苗的补充资料)。最小个体是樱 (*Prunus pensylvanica*) 和糖槭 (*Acer saccharum*) 实生苗。中等大小的个体是杨 (*Populus tremuloides*) 和樱 (*Prunus pensylvanica*); 最大个体是糖槭 (*Acer saccharum*), 桦 (*Betula allegheniensis*) 和大叶山毛榉 (*Fagus grandifolia*)。所有样本均选自新罕布什尔州

枝比) =  $-0.0473 - 0.414 \lg(\text{枝基径, 厘米})$ 。根系干重(RSDW)与木本枝条系统干重(SSDW)的回归式为:  $\lg RSDW = 0.4374 + 0.7887 \lg SSDW$  [只适用于布鲁克黑文和大烟山 (Great Smoky Mountains) 的灌木和小树], 和  $\lg RSDW = -0.1826 - 0.9037 \lg SSDW$  (适用于哈巴德布鲁克的小树和中等大小的林木)。图 4-5 根据作者的资料和其他资料, 作出了个体林木根重量与枝重

量的对比。在其样地中,最小的个体是糖槭 (*Acer saccharum*) 和幼龄而又处于演替中的樱属 (*Prunus*) 和杨属 (*Populus*) 林,与大多数灌木和小树的物种相反,它们具有较低的根/枝比。图 4-5 中除具有较粗大根的灌木种以外,有一个同一的相关趋势贯穿着实生苗、幼树和林木的广泛范围,这种趋势的斜率  $B$  不同于布鲁克黑文与哈巴德河的回归式斜率而接近于 1.0。

## 根生产量

在大多数情况下,根生产量不可能在野外直接测定。原则上,年轮法同样可以应用于根茎和块茎。同样,重量-年龄相关法可像应用于枝一样地应用于根。本书的编辑者已经有应用的丰富经验 (Lieth, 1968; Whittaker, 1962)。但尚未系统地应用于群落。事实上,木材的年轮就是年龄,应用于根似乎较应用于枝更为不确切,以至成了问题。对某些植物根的增加量可在生长季节末期进行测量,以待夏季光合作用的产物转输于地下部分。因此,对草地,其根量可以用晚夏的最大根量减去晚冬的最小根量作为其地下部分生长量 (Dahlman 和 Kucera, 1965; Evans 和 Wiegert, 1966; Singh 和 Yodava, 1974)。这个差数是根生产量的一个最好的低估计值,而对其它很多植物,根的变化量不易与地上部分和总净第一性生产力建立相关。如果将叶置于  $\text{CO}_2$  的示踪器下,在一定时间以后,地上和地下部分的示踪分布可以表示地上和地下部分净第一性生产力之比。这种测定的稳定性受到植物体中附有标记的有机物呼吸量和转递率的影响。在土壤表面以下的广泛活动,包括物质在根系间,菌根和其它微生物与土壤间各方向的移动,不但还不能测定,而且大量地还是未知的。

林木的根生产量的大多数估计值是基于这样一个假设,生产量与质量之比,而根系与枝条系统又是以相同的假设为依据的 (Whittaker, 1962; Newbould, 1968; Kira 和 Ogawa, 1968; Andersson, 1970)。在野外,很多植物的根毛和根的年散失量几乎是未知的,地上部分的木材和皮部的生产量与质量之比乘以根系质量似



乎是根生产量的一个低估计值，因为根的散失量并未计算在内。而总的地上部分生产量（包括叶）与质量之比乘以根系质量则可能是一个过高估计值。而真实的根生产量恰恰在这两个值之间（Whittaker, 1962）。估计值的某种改进可以从以下二方面着手：（1）干材和皮部生长量与干质量之比乘以根茎质量，（2）枝材与皮部生长量加上活枝量与枝质量之比乘以不计根茎在内的根量（Whittaker 等, 1974）。在田纳西州，橡树岭山区（Oak Ridge Mountains）的鹅掌楸（*Liriodendron*）林中，根生物量随着季节而变化并由土壤取样和土壤坑所取得的根求得的（Reichle 等, 1973）。测定表明侧根量有一个  $756 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  的增量，它约为地上部分和根茎各组织的量值的 80%。这个结果尚未经其它森林群落检验，但提出 0.2 是常用森林生产量的根/枝比可能是一个很严重的过低估计。目前还没有独立的对发散的估计值进行检验的森林根系生产量估计方法可以利用。关于根生产量的其它讨论可以参阅 Bray (1963), Lieth (1962, 1968), Newbould (1967, 1968) 和 Ghilarov 等 (1968)。

## 气体交换法

### 透明容器法

气体交换法测定生产力因各研究者的目的和研究对象的不同而有很大差异。空气中  $\text{CO}_2$  含量的红外分析为陆地群落广泛应用气体交换测定法提供了可能性。最近发表的一些文章（Eckardt, 1968; Larcher, 1969; Woodwell 和 Botkin, 1970; Lange 和 Schulze 1971; Schulze 和 Koch, 1971; Mooney, 1972; Tranquillini 和 Caldwell, 1972）对最常用的叶和植株透明容器或小室和  $\text{CO}_2$  分析设备进行进行了详尽的评述。

大量研究是在透明容器或透明圆柱体容器内处理单叶片或嫩枝的光合作用，测定其放入前后管状容器内空气中的  $\text{CO}_2$  含量。据我们所知，溶解于蒸腾气流内的  $\text{CO}_2$  能被光合作用固定于叶内

的可能性尚未研究过。在气体交换的测定工作中所测定的是单位叶面上的总光合量。由于各种困难,尤其是光呼吸量的测定方面的困难 (Zelitch, 1974; Botkin 等, 1970; Black, 1971), 通常只测定净光合量或净同化率 (Schulze 和 Koch, 1971)。任何单一值, 无论是总的还是净的, 都不能表明植物种在光呼吸和暗呼吸以及同化利用之间的差异, 更谈不到呼吸和光合效率对于叶面积与叶的分布有关的群落水平的差异 (见 Watson, 1958)。将着生的活体叶片放在便于测定和控制的小容器内单独地测定  $\text{CO}_2$  的流动, 其优点, 首先是在测定方面的优点已由 Wallace 等人 (1972) 作了总结。

在监测单一而着生的活体叶片时, 其  $\text{CO}_2$  的净同化作用量可能是研究在不同环境条件下不同物种的同化率差异的最有用的方法。但这一数值对于群落生产力的研究是有问题的。对于在生长室内单一叶片的  $\text{CO}_2$  气流监测确有不少问题 (如容器效应最低限度; 选择标准年龄的叶片, 由于年龄影响净同化率; 考虑叶片在植株上的位置, 整个植株的水份情况以及室内叶片的水份情况等)。对于群落而言, 上述问题还包括枝干和根的呼吸消耗量, 叶片和植株曝光程度的不同和复杂的变化以及其它环境因子 (Botkin 等, 1970; Woodwell 和 Botkin, 1970)。皮部的光合作用可以补充叶的光合作用, 并作为枝呼吸量和总产量计算之用 (如: Pearson 和 Lawrence, 1958; Strain 和 Johnson, 1963; Perry, 1971)。因此, 如何将叶和嫩枝的光合量测定和特殊皮部表面的呼吸量测定转换为群落全部叶和皮部表面的估计值, 确实需要在森林群落的维量分析方面作进一步的努力。原则上, 整个范围的测定是可能的; 在布鲁克黑文国家实验室 (Woodwell 和 Whittaker, 1968; Woodwell 和 Botkin, 1970; Botkin 等, 1970) 和橡树岭山区 (Oak Ridge Mountains) 国家实验室 (Reichle 等, 1973b) 对二个幼龄林的维量分析及大量管状容器进行的必要的气体交换测定, 由于各方面的努力和技术上的支持而得以完成。但在实践中, 对于很多研究计划而言, 要想弥补管状容器对于叶或嫩枝的气体交换测定与群落生产力之间的间隙是难以实现的。陆地生产力的气体交换测定不是

轻而易举之事。

### 小气候法

在管状容器中累积测定的困难促成了方法上的选择——在群落的不同层次中测定  $\text{CO}_2$  在白天的消耗量和夜间的积累量,即整体的气体交换技术的研究 (Baumgartner, 1969)。这种技术已经应用于农业群落 (Lemon, 1967, 1968; Monteith, 1968; 和 Inoue, 1968), 草地 (Totsuka 等, 1968), 冻原 (Johnson 和 Kelley, 1970) 和森林 (Baumgartner, 1968, 1969; Woodwell 和 Dykeman, 1966; Lemon 等, 1970; Allen 等, 1972)。这种方法所具有的优点胜于管式容器的应用是由于测定过程中能保持自然状态。对于生产量有明显重要性的群落特征, 如叶的排列和林冠层结构未受干扰; 而这些特征的测定正是生产量估计的部分基础。这种群落水平特征的研究必需与气体交换测定和实际的干物质生产量紧密相关。Lemon (1969) 报道他在群落不同高度测试  $\text{CO}_2$  气流强度的日变化, 对谷物所确定的光饱和曲线与将谷物所着生的活叶置于塑料容器内, 并与由 Musgrave 所确定的曲线之间有相当的一致性。

H. T. Odum 和 Jordan (1970) 在波多黎哥雨林中覆盖的巨大塑料圆柱体 (横跨 60 英尺) 内对测定群落的气体交换进行过探索。Ordway (1964) 对大圆柱体和小气候法都作了严格的评价。

### 布鲁克黑文转换法

纽约州布鲁克黑文国家实验室里曾用过一种方法 (Woodwell 和 Dykeman, 1966), 它是小气候法的变形。让局部逆温成为  $\text{CO}_2$  扩散的障碍, 并作为测定  $\text{CO}_2$  夜间积累量之用。可以认为  $\text{CO}_2$  的积累量与温度有关, 其夜间积累量很显著地聚集在土壤表面, 表示植物与消费者的总呼吸量。Woodwell 和 Dykeman 在气候条件允许的年份, 测定逆温时  $\text{CO}_2$  的夜间积累量, 然后, 绘制以日计的  $\text{CO}_2$  产量率和平均温度的相关曲线。 $\text{CO}_2$  的产量与温度间的关系是因季节而异的; 有机体与群落对于寒冷的适应性表现在休眠状



态下的一定温度时  $\text{CO}_2$  的释放率低于其生长季节的相应值。利用  $\text{CO}_2$  与温度的相关性, 根据局部温度记录即可估计该年内生态系统的总呼吸量。与其它室外研究相同, 光呼吸与暗呼吸被认为是相同的(缺乏校正这种已知误差的方法)。我们可能期望在充分成熟的顶极群落中总计其呼吸量(植物的, 动物的和腐生生物的)应近似等于总的第一性生产力。在 Brookhaven 的幼龄林中则不然, 但根据森林群落的其它研究, 总计呼吸量与总的和净的第一性生产力以及生态系统的净生产量是相关的 (Woodwell 和 Whittaker, 1968; Whittaker 和 Woodwell, 1969)。

## 土壤呼吸

土壤呼吸是土壤中全部生物活动的一个有用指标, 也有人建议作为第一性生产力的指标 (Waksman 和 Starkey, 1924; 亦可参阅 Voigt, 1962)。然而, 土壤中实际测定的  $\text{CO}_2$  释放量由于深层渗水和嫌气性呼吸而使  $\text{CO}_2$  散失 (Lieth 和 Ouellette, 1962; Woodwell 和 Botkin, 1970; Kucera 和 Kirkham, 1971)。并不必然地等于土壤呼吸量。Smirnov (1955; 见 Voigt, 1962) 发现各种林分中从土壤释放出的  $\text{CO}_2$  与净生产力之间有一定的关系。这种关系可以认为当温度和湿度有利于土壤中异养生物的活动时则根呼吸也将有利于第一性生产量, 在成熟林分中其大部分则供给土壤的异养生物系统。

Lieth 和 Ouellette (1962) 和 H. T. Odum 等 (1970) 曾经讨论过这种方法的用途和存在问题。其中首要的问题是当任何封闭的容器或漏斗形装置置于土壤表面时, 自然的大气环流就中断。一个极端情况是当应用封闭容器时,  $\text{CO}_2$  从土壤扩散到静态空气中, 因而  $\text{CO}_2$  流量测定值可能较低 (H. T. Odum 等, 1970)。另一个极端情况是通过一个开口容器把空气抽入气体分析器, 这实际上是将  $\text{CO}_2$  从土壤中抽出来而产生过高估计, 这种过高估计取决于气体流通率 (Kucera 和 Kirkham, 1971)。Reiners (1968) 和 Kucera 以及 Kirkham 曾经设计一些抽样系统借以调和这两种状

况。

从土壤中放出的  $\text{CO}_2$  其来源包括地上枯枝落叶的各种成份的分解物, 树液中有有机化合物, 降水、根渗出物, 腐烂的根组织和死根以及根系和动物的呼吸。从土壤中排放的碳量大于枯枝落叶供给土壤的碳量 (Reiners, 1968; H. T. Odum 等, 1970; Kucera 和 Kirkham, 1971)。要将土壤中排放的  $\text{CO}_2$  分离为我们所希望的成份, 这种问题现在对森林群落而言还是难以达到的。对于高草草原, Kucera 和 Kirkham (1971) 提出试验性的分析认为  $\text{CO}_2$  排放总量的 60% 来源于腐生菌的呼吸作用和根系的新陈代谢平衡。

### 总第一性生产力 (Gross Primary Productivity)

我们相信各种气体交换测定所遇到的困难是可以交流的。关于植物体碳循环的细节及其总生产力的解释和影响到对净生产力的关系已经超出了本章的范围。尽管生态学家们感兴趣的是群落的总能量流 (total energy flow), 但方法的实用性已经迫使生态学家们放弃考虑总生产力而致力于净第一性生产力。表示和比较陆地群落的生产力的标准测定是以克/米<sup>2</sup>/年为单位的干物质的净第一性生产力, 从这一基本数据可以分别得出生物量累积值和周转期; 由呼吸量测定或估计所得到的总生产力, 由热当量求得的能量流, 由组织元素含量求得的营养循环, 以消耗量估计的动物生产力以及与水生群落生产力比较的用碳表示的生产力。虽然研究的实用性要求强调净生产力, 但是总生产力还是一个基本的群落特征; 诚如净生产力是生物量累积值和群落结构的基础, 也是植物营养级的函数一样。关于总第一性生产量可以提出几点概括性意见。

消耗于植物呼吸作用的总第一性生产力的部分在 20—80% 范围内。在某项对玉米早期的研究中 Transeau (1926) 报道呼吸量占总生产力的 23%; 对于其它一年生植物的值为 20—40% (Müller, 1962); 对于幼龄白蜡林, Müller 等 (1954 a, b) 估计为 29%; 对于其它温带演替林分别为 40—60% (Müller 等, 1954a, b;

Ogawa 等, 1961; Müller, 1962; Yoda 等, 1965; Woodwell 和 Whittaker, 1968)。在热带林中, 用上面的方法观察得到了较高的呼吸率 (Müller 和 Nielson, 1965; Hozumi 等, 1969a; Kira 等, 1964, 1967; Kira, 1968)。其中某些林分有高的净生产力和高的植物呼吸量, 并有 10000—12000 克/米<sup>2</sup>/年的总第一性生产力, 这可能是陆地自然群落的极大值。

呼吸率有二个重要的相关关系。对于在结构上可比较的植物群落, 其呼吸率是随着温度而升高的。对于在温度方面可比较的群落, 其呼吸率是随着群落结构的粗壮度 (Massiveness) 而增加的。后者可以用生物量或更为适用的生物量累积比 (生物量/年生产量) 来表示, 因为后者较直接地代表了单位生产力所承担的呼吸组织的“负荷”量。在温带和热带群落中, 其群落呼吸量与生物量累积比的相关性如图 4-6 所示。

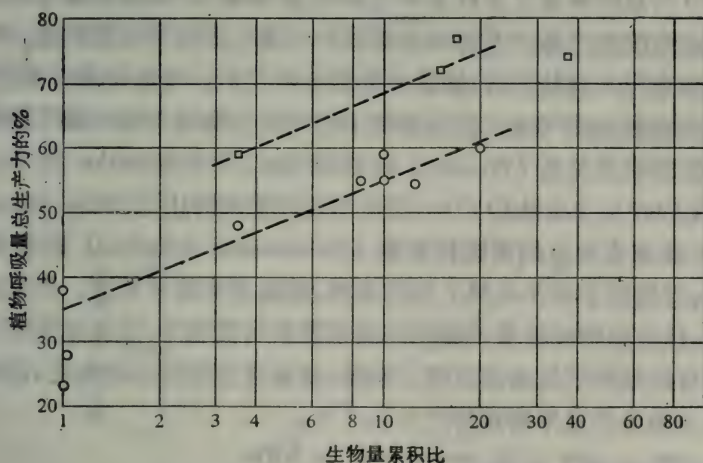


图 4-6 植物呼吸率(作为总第一性生产力的百分数)与生物量累积比(生物量/净年生产量)的关系。温带群落的数据(圆形)引自 H. T. Odum (1971); Ovington (1962), Whittaker 和 Woodwell (1969), Ogawa 等(1961), Möller 等(1954b), 以及 Maruyama(1971)。热带群落的数据(方形)引自 Müller 和 Nielsen(1965), H. T. Odum(1971), Ogawa 等(1961), 和 Kira 等(1967)。手描的虚线是关于温带群落资料即  $R_s(\%) = 35 + 20 \lg BAR$



用不同的技术所获得的某些群落的资料可以计算生产量平衡。对于陆地的完全成熟的顶极群落,群落的总呼吸量应近似地等于总第一性生产力;这样,生产量平衡就更为简单了,如以热带林的数值为例作为说明(Kira 和 Ogawa, 1971, 假定该林分为顶极群落):

$$GPP = NPP + R_a = R_h + R_a \quad \text{克/米}^2/\text{年}$$

$$12300 = 3000 + 9300 = 3000 + 9300$$

( $R_a$  与  $R_h$  分别为自养生物与异养生物呼吸量)

对于一典型的谷类作物

$$GPP = NPP + R_a = R_h + R_a + \text{作物产量} \quad \text{克/米}^2/\text{年}$$

$$800 = 650 + 150 = 450 + 150 + 200$$

约有净第一性生产力(NPP)的30%作为谷粒被收获,其它则留在田野里作为覆盖物直至被分解。对于森林群落,总第一性生产力(GPP)与总呼吸量之差就是采伐后的“收获量”。这种差值可作为净生态系统生产量的木材和皮部以及土壤有机物质的累积量。对于布鲁克黑文森林群落,维量分析的各种技术,叶量收获的测定,在管式容器中的气体交换与逆温下的气体交换均与生产量平衡有决定性的相关关系(Woodwell 和 Whittaker, 1968; Whittaker 和 Woodwell, 1969)。Reichle(1973b)在田纳西州橡树岭山区(Ridge Mountains)国家实验室的美国鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*)幼龄林分中,它类似于表4-6第7列的森林,曾运用比较分析法,但收获不大,仅有植物呼吸量不完整的测定资料可资利用,而且又没有地下部分的动物消耗量测定值。然而,根据这方面所作的推论,这两个林分的生产量平衡式为

$$GPP = NPP + R_a = R_h + R_a + NEP$$

布鲁克黑文

$$2646 = 1195 + 1451 = 653 + 1451 + 542 \quad \text{克/米}^2/\text{年}$$

橡树岭

$$3280 = 1380 + 1900 = 1060 + 1900 + 320 \quad \text{克/米}^2/\text{年}$$

在这些情况下,净生态系统生产量就是木材和皮部的累积量,

也就是净群落生长量。 这些幼龄林是用 0.45 和 0.23 的净生态系统生产量和净第一性生产力的比以及 0.8 和 0.9 的总呼吸量与总第一性生产力的比值表示其特征的。 当森林成熟而达顶极状态时,这些比值应分别近似于 0.0 和 1.0 (是近似而不是相等,因为顶极群落中有某些叶的枯落物或土壤有机溶质的净输入或输出,而且在某些顶极群落中也有泥炭土那样的净生态系统生产量的缓慢积累)。

### 叶、叶绿素和光

利用与光合作用有关系的指标来寻求生产力估计的捷径那是很自然的。这些指标中有: 活枝和叶的干重 (在前面与估计的比值一起讨论过), 枯枝落叶中的年落叶量, 叶表面积指数, 单位面积上的叶绿素含量和叶的消光量。

在这些指标中利用活枝和叶的干重作为生产量的近似值曾经讨论过。“截取干重”确实可以作为生产量估计的基础, 但这种应用需要了解截取干重对总生产量的各种比值。这对年枯枝落叶量

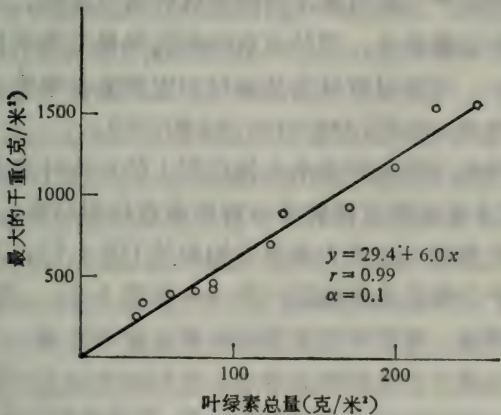


图4-7 在草地中,生产力(用季节的最大生物量表示)  
对于叶绿素总含量在同一时刻的相关关系  
引自 Medina 和 Lieth(1964) 的著作

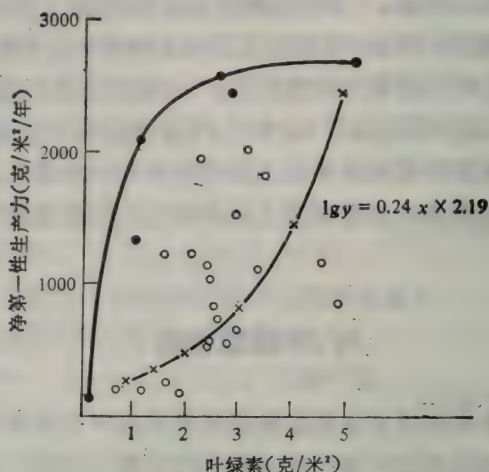


图 4-8 在不同群落中叶绿素含量与净第一性生产量之间的关系。用 Bray (1960, 1962) 和 Medina 与 Lieth (1963, 1964) 的资料, 引自 Lieth (1972, 图 2)

同样适用。在枯枝落叶容器中所收集的叶量对实际生产量有严重低估的倾向 (Bray 和 Gorham, 1964)。而且相类似的落叶量可以从木材组织的生产力有显著不同的森林群落中取得。在森林中, 木材组织的生长量愈大, 用枯枝落叶的收集量来表示其生产力的有效性就愈小。很多温带林当其木材和皮部生长率差异较大时, 叶生产量是较为一致的 (300—400  $\text{g/m}^2/\text{年}$ )。

叶面积指数 (在每平方米土地面积上的平均叶表面积平方米数) 和叶绿素含量能较直接的表示群落光合作用功能。群落的一定物种或一定类型与生产力有很强的相关 (图 4-7); 不同的植物和群落与生产力的关系是弱的 (图 4-8 和图 4-9)。作为森林生产力的表现形式, 叶面积指数和叶绿素含量与叶量一样受到限制——在生长率十分不同的森林中, 它们的值趋于一致。与具有相同生产力的落叶林在相同时间内比较, 常绿林和它不相同 (见图 4-9 和第 5 章)。从群落的上表面到地表面的消光量也和叶量、叶面积、叶绿素及生产力相关; 但和生产力的相关较弱。这些测定值



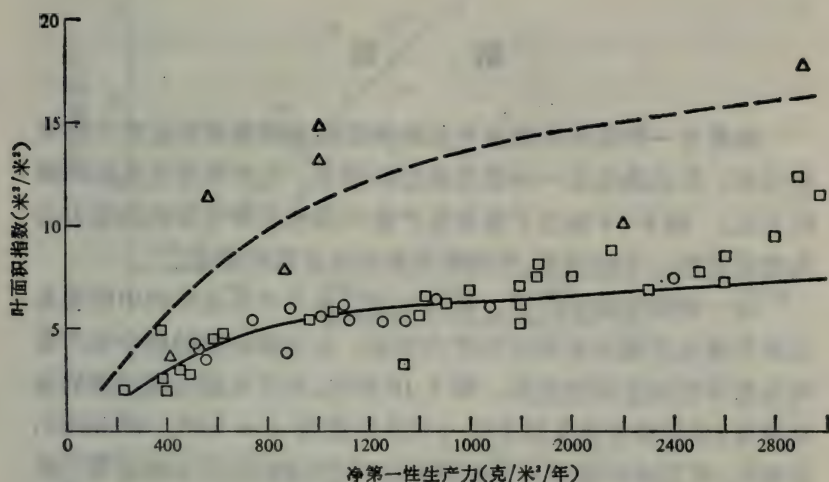


图 4-9 在森林与灌木群落中叶面积指数（每平方米地表面上叶片面积的平方米数）与地上部分净第一性生产力的关系。（○）表示落叶阔叶树种；（□）表示常绿阔叶树种；而三角点（△）表示常绿针叶树种。表面积只用阔叶树种叶面的数据，而不是用针叶周边表示。图中看到的虚线是由常绿针叶林和落叶阔叶林确定的。资料引自 Art 和 Marks(1971), Kira 等 (1967) 和本书作者们的著作

在生产力研究中的确是有意义的。但一般说来，在生产力的数值上只能是建议而非真正有所影响 (Medina 和 Lieth, 1963, 1964; Whittaker, 1966; Whittaker 和 Woodwell, 1971)。

对于它们的某些局限性可以用群落结构和光合功能的较详尽的分析而得以完全消除。对以结构和光的相关性或者以气体交换为基础的群落功能模型，以光合作用作为决定因素的研究已经有许多作者进行过 (Monsi 和 Sacki, 1953; Sacki, 1963; Monsi, 1968; Kuriowa, 1968; Duncan 等, 1967; Maruyama, 1971; Lemon, 1967; Lemon 等, 1970; 亦可参阅关于气体交换一节)。当它们比较简单时这种模型只是近似而已，当它们极为详尽而又足够精确时，却又带上令人生畏的复杂性。这方面的研究不仅可作为测定生产力的基础，更是理解生产力研究的说明。

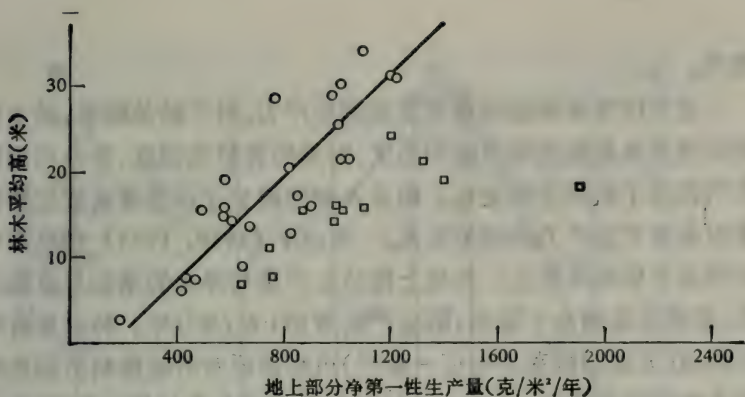
\* 原文图中横坐标数值的 1000, 显系 1600 之误。——译者注

## 结 论

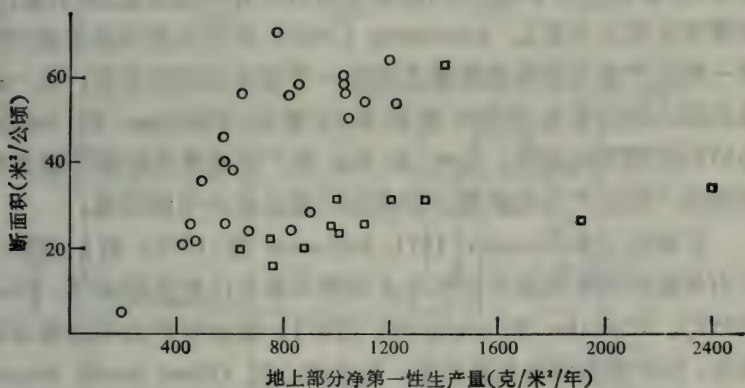
如果有一种简单的测定方法能确定陆地群落相对生产力的充分指标,那倒确实是一种值得欢迎的情形。也许还没有这样的测定方法。图 4-10 指出了森林生产量与另外三种可行的测定方法具有相关性:平均树高,平均断面积和估计蓄积增量。

在一定的年龄条件下,树高长期以来用于林业实践中作为人工林的地位级指标和相对生产力指标。在天然的异龄林中生产量与树高有较为复杂的关系。图 4-10 指出,对于大烟山区顶极的森林群落,其相关关系是显著的(相关系数为  $r = 0.85$ , Whittaker, 1966)。然而尚不能作为顶极群落生产力的指标;并不能应用于幼龄林。因为顶极森林群落的林木是具有各种树高的,对于林冠高度的最佳数值是难于确定的。图 4-10 不是林冠高度,而是根据加权平均树高  $\left(2 \times \frac{\text{抛物体部分体积}}{\text{断面积}}\right)$  确定的。断面积(每公顷千

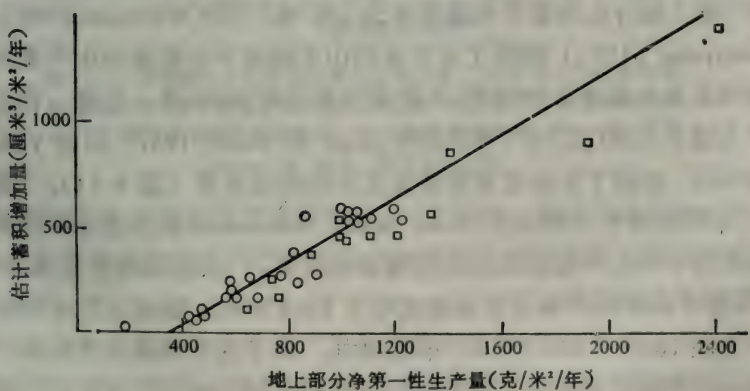
的胸高截面积的平方米数),是森林结构的一个通用的测定值,与生产力呈弱相关(图 4-10)。估计蓄积增量,包括作为一个生长率指标的胸高干材半径生长量,对于森林生产量是第一项有用的指标(图 4-10)。一株林木在其不同高度的半径增量的变异,意味着估计蓄积增量是实际主干材生长量的一种表现形式而不是一个测定值。这二个值的比值在成组的木本植物中已经作了分析,大灌木是 1.17—1.57,小树是 1.35—1.62,对于大树是 0.94—1.18 (Whittaker, 1962; Whittaker 和 Woodwell, 1968; Whittaker 等, 1974)。叶生产量和枝生产量对于干材生产量之比也是可变的。虽然似乎没有一个单一的指标是适合的,但综合指标[如用树枝着生型(branching form)的修正值,估计的蓄积增量和根据枯枝落叶收集量或者是根据在抛物体体积上的回归所得到的叶量的独立估计值]可能成为有用的指标。对于 NPP 的间接估算的一种变形,由 Lieth 在 1962 和 1965 年进行过讨论,这里并不包括植物社会学资料的



(a)



(b)



(c)

图 4-10 各种林木维量值与地上部分净第一性生产力的关系。(○)表示顶极与近顶极群落的森林与疏林地。(□)表示幼龄林。资料均引自第一章的作者(R. H. W.)的生产量采样



应用。

也可以考虑根据环境变量预测生产力。对于陆地群落,最主要的环境变量是湿度可用性和温度;附带的有日光强度,养分可用性及气候因子的季节性变化。很多人曾经建立了这些变量或这些变量组合对于生产力的相关关系。Walter (1939, 1964) 指出在气候相当干旱的草原上,其地上部分生产量与降水的增加呈直线关系,其降水量增加 1 毫米,则生产量增加 1 克/米<sup>2</sup>/年。特别是有利的环境(方法与群落的特征一致时)可能需要对所给资料所拟合的相关曲线完全吻合。Paterson (1961) 曾用了几个气候变量所组合的公式(最热月的平均温度,最热月与最冷月间的温差,降水量,生长季节长度及日照)。Rosenzweig (1968) 曾提出在顶极植被的净第一性生产量与实际蒸散量之间的一个有效的对数关系;这一关系的深入讨论见本书第 7 章和第 12 章中 Whittaker 和 Niering (1975) 所撰写的部分。Lieth 和 Box 曾广泛地使用根据环境参数预测第一性生产力的模型。那些估计叙述在本书第四篇。

苏联的工作(Drozдов, 1971; Bazilevich 等, 1971a 和 b)是把生产力与辐射强度和蒸发全年降水所需热量之比联系起来了。Filzer (1951)、Whittaker 和 Maruyama (1971) 提出生产力与海拔高的相关,如仅考虑顶极森林群落,在大烟山区(Great Smoky Mountains)海拔每升高 1000 米,则地上部分年净生产量平均递降 356 克/米<sup>2</sup>;地上部分生物量平均递降率为 230 吨/公顷(Whittaker, 1966)。Maruyama (1971) 阐明了在日本的山毛榉林中生物量与生产量对海拔高度的高度分散相关,具有海拔高每增 1000 米,总第一性生产力减小 2000 克/米<sup>2</sup>/年的趋势;Kira 和 Shidei (1967) 以及 Yoda (1968) 说明了生物量对海拔高复杂的曲线关系(图 4-11)。图 4-12 指出对于大烟山区(Great Smoky Mountains)的顶极森林群落的某些平均生产量随海拔高而递减的关系。在湿润的立地条件下,落叶林和针叶林当其海拔高低于 1500 米时,则地上部分净生产力在 1000—1300 克/米<sup>2</sup>/年范围内。高于这个海拔高度的落叶林其生产量迅速递减,但是针叶林则显然能够较好地适应于亚

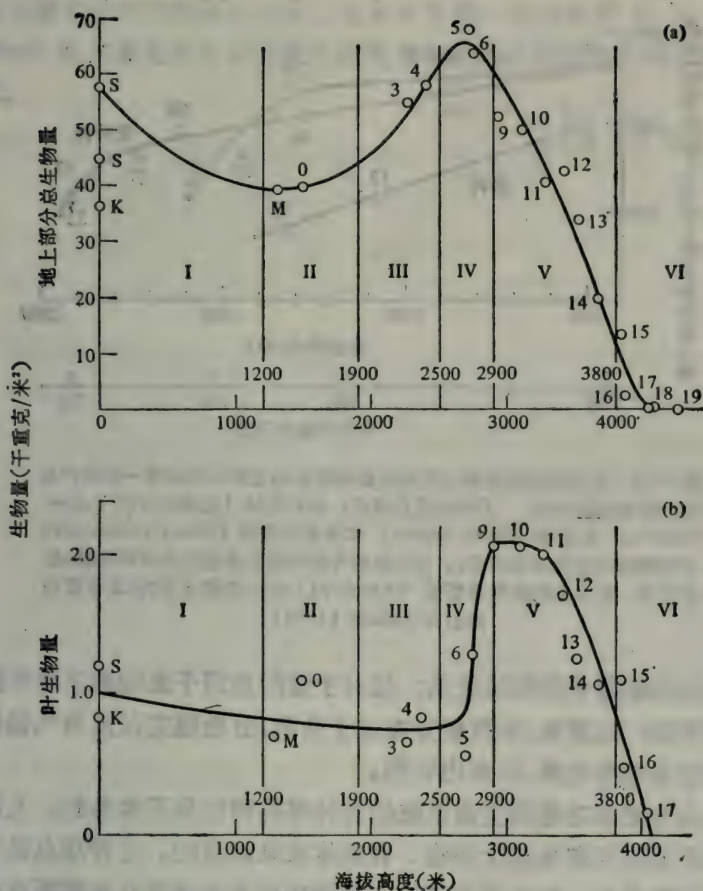


图 4-11 生物量对于东尼泊尔喜马拉雅山脉 (Yada 等, 1968) 各种顶极森林群落与灌木群落海拔高的相关关系 阿拉伯数字和字母表示样本小区; 罗马数字表示海拔高度。I——热带和亚热带 II——热-温带 III——寒-温带 IV——高山区

高山气候, 生产量递减不是很快的。干旱立地条件下的松林生产量在全部海拔高度范围内其样本值均较低, 并随高度的增加而迅速降低。Whittaker (1966) 和 Maruyama (1971) 根据海拔高和地形、湿度条件指数的多元相关关系预测生产量, 但这种相关关系不易应用于其它地区。对于一组有局限性的顶极群落, 不难建立生

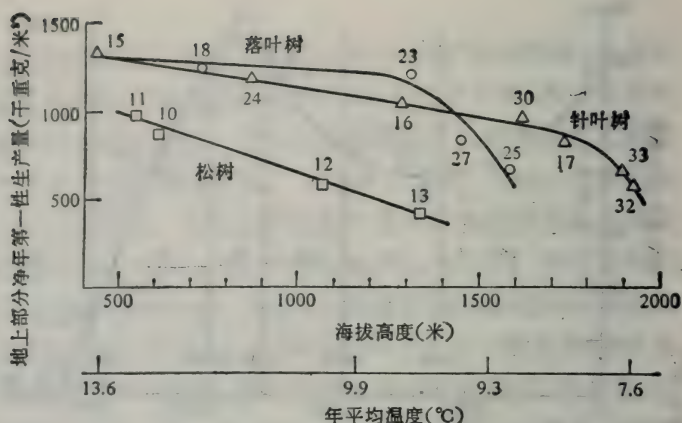


图 4-12 在田纳西州大烟山区顶极森林群落地上部分的净第一性生产量对于海拔高的相关。不同的反应模式，如针叶林 [由福氏冷杉 (*Abies fraseri*)，红云杉 (*Picea rubens*) 和加拿大铁杉 (*Tsuga canadensis*) 占优势的中生性冷杉林带]，中生性落叶松林以及旱生性松林和石楠、松林群落。各点上的数字是根据 Whittaker (1966) 的样本资料，温带资料则引自 Shanks (1954)

产力与环境因子的相关关系；但对于受附加因子影响和不同年龄而范围较广的群落，则资料分布过于分散，分散程度以及与气候相关的综合趋势在第 12 章内说明。

具有复杂功能的生命系统的各种率的测定是不容易的。无论系统所述的问题是于细胞、有机体或是群落的。这种观点显示出陆地群落第一性生产量测定与预测中的某种偶然性是需要进行研究的。但由于 Boysen Jensen (1932), Burger (1929, 1953), Müller (1945), Filzer (1951), Satoo 等 (1955) 和 Ovington (1956) 的领先工作，关于各种生产量和各种因子影响生产量的知识的增长给人以深刻印象。对于陆地群落的某些类型和地球表面的整个陆地生产力所作的某些广泛知识将在以后各章中得到足够的认识。

本章是作者在国家科学基金委员会所支持的计划中，关于森



林与灌木生产力的研究成果。也是本章第一名作者和 G. M. Woodwell 在布鲁克黑文美国原子能委员会主持下的国家实验室的工作。

【陈华豪译】

## 第5章 卡值的测定

Helmut Lieth

大多数模型和试验都考虑到光合作用和第一性生产量的基本过程是以太阳能或  $\text{CO}_2$  为摄入量而开始,并以所生产的乾物质重量为结束。长期以来还认识到了从能量角度说明生产力的重要性,但将乾物质值转换为卡值需要大量的额外工作,而在很多情况下又阻碍了生产力能量的深入研究。在本书中的资料是在全世界范围内所计算的转换值。提出这类的转换值 (conversion) 的原始表格 (Lieth, 1972, 1973) 最初是基于能量的测定,而测定所用的方法将在本章中叙述。Golley (1972) 和 Jordan (1971) 曾进行过相类似的估算,他们的很多资料均引自 Cummins 和 Wuycheck (1971),这些资料在出版前被引用的。

虽然本章中所叙述的能量测定方法,在第一性生产量工作中还是一个最通用的方法,但那些具有相同或相似原理的和特别是为小的采样或其它特殊状况所设计的各种其它方法,均可应用。大部分可以应用的方法已由 Paine (1971) 总结。

在本书中所提出的资料,是直接由弹式热量计 (bomb calorimeter) (见图5-1)所测定或者是由已知植物材料的化学组成和已知化合物的卡值,用转换值表 (conversion table) 而计算的。在 Morowitz (1968) 和 Runge (1973) 的著作中可查阅对这方面有用的编码程序 (compilations)。本章中所有的表格,对将来达到各种生态系统中相似于本书所提出的那些总能量计算的尝试指出了方向。燃烧值 (combustion-value) 测定过程的描述,是基于较早的工作 (Lieth 和 Pflanz, 1968)。

## 样品的制备

### 测定值的定义

生物物质能量的测定,要求测定热化学的卡数(thermochemical caloric content),并用 DIN\*51708 的德国标准说明加以阐述如下。当一单位燃料完全燃烧时,燃料的卡值就是它所放出的卡的数量,条件是:

1. 点火时的燃料和燃烧后的产物均为 20°C。
2. 燃料中原存的水分和燃烧过程中所形成的水均为液相。
3. 碳和硫的燃烧的产物,仅以二氧化碳和二氧化硫气体存在。
4. 不发生氮的氧化作用。

对于生态效率(ecologic efficiency)的计算,卡值(caloric values)应该以具灰分物质为依据,而对于转移和生长分析的研究,其值就应该以无灰分乾物质为依据。对二种量的计算方法在以下各节中进行阐述。

### 野外材料的搜集和制备

对能量研究的样品搜集在总收获量的选分方面,比通常的乾物质测定,要付出较大的注意力。从而,植被任一部分的每一成分要是不同于收获量的其它成分,并且也不能够磨成均匀的粉末,就应分别处理。

如果采样是一株大的一年生阔叶草本植物,首先就应该将其分成几个主要部分:根、茎、叶、花和果实。这种划分通常如表 5-1 和 5-2 所示。但对于实际的测定,这类材料常常需要再加以分类,如不同年龄的叶子或不同直径的根系或干。只有在样品乾燥以后进行研磨时,需要进一步分类。如上所述,在每组中一再分

---

\* DIN: Deutsche Industrie-Normen 德国工业标准。——译者注



类的主要目的,就是要使该材料成为完全均匀的状态,并要达到三次重复而卡值变异极小,其差异不得超过 25 卡。

经收回、分类后的鲜材料要整体称重。如果量过大,则在每一组的亚样品应该进行分离,每一亚样品必须作上标记并用塑料袋包装,尽快地送到实验室。一个亚样品的鲜重不应超过 250—500 克,因为较大样品在下一步干燥和磨碎过程中增加困难。

## 乾燥

一旦到实验室中,全部样品均应打开包装而装入纸袋中称重,并将其散放入乾燥箱中。在 80℃ 进行鼓风,在 24 小时以内,使样品重量达到恒定。已乾燥的样品再行称重,用鲜重与乾重之差把总鲜重转换成乾重。

必须指出,在测定乾物质产量时应特别仔细,因为能量计算的变异性,几乎完全取决于该乾物质测定的准确性,因为其变异性比卡值测定变异性 20—100 倍。

## 研磨

在对亚样品进行能量测定以前,乾燥过的材料必须是均匀的。最简单的方法就是把全部样品研磨、混合成均匀一致的粉末。为此目的,用一个盘状摇摆研磨机,其容器(100 克或 250 克的容量)是全封闭的,从而,就避免了粉末的损失。研磨过程不应超过 5 分钟,因在这个时间内一般材料已磨成细粉末,较长的研磨过程是没有用的,只能使材料过热或者是部分烧毁。

某些材料难于研磨或者是不可研磨(例如,柔软的薄膜组织所包被的具粗纤维的茎,富含液状化合物和树脂类的物质,如种子或幼芽)。制备这类物质就得靠手工进行,并要尽可能均一,通常要更多的样品在量热器(calorimeter)中进行燃烧。对于磨碎的粉末应仔细地磨入磨机容器内,转入塑料袋或玻璃容器中,并妥为封闭和标记样品号。这种形式的样品,在分析以前可以积累并易于贮存于乾燥处。

## 燃烧片或其它燃烧单元的制备

为了测定热量值,粉末应做成压缩单元,因为松散的粉末在称重时和在坩埚中燃烧时很麻烦。各种小单元的制备,即可将粉末装入可燃的小胶囊中,也可以熔在蜡或石蜡中,也可以将其压成片状。至于选择什么方法,则完全取决于当地的条件以及粉末的性质和数量。制片的详细记载如下。

制片时,粉末的水分含量应大约为 5%,这可将粉末置于湿度高的室内无盖的盘内过夜,而达到目的,第二天,一部分粉末可作制片用,其它部分可用作测定水分含量和灰分含量之用。压制片状物需要压制设备,可由工厂购得。小片的称重应该大约 1 克,但当热含量是接近于 10 千卡/克时,其重量应稍减轻一点,当热含量  $< 4000$  卡/克时,其重量应加大一点。

压力的大小,需根据材料的条件而定。例如,苯甲酸需要  $> 10$  气压,某些粉末状的木材需要 100 个大气压,才能确保粒状物的光滑面和足够的紧实度,从而,在下述的操作过程中就不致有任何损失。片状物的每一制作步骤,从压制一直到放入试验器中,均应付出极大的注意力,以确保热量测定的准确性。每一样品均应准备三个燃烧粒状物:其中两个作为燃烧用,另一个保存作为重复校正错误读数之用。对试验物称重并放置于坩埚内,坩埚将把燃烧材料托在弹式试验器中。使片状物着火的弹式试验器中的金属线(如铁制)可从量热器制造厂中得到该金属丝每厘米的燃烧值得知。

## 氧弹的准备

已称重的片状物应放入氧弹中,该弹为沉重的不锈钢容器,其容量大约为 0.3 升,其上有一螺旋盖,上附有全部必需的装置,如象入口阀和出口阀,电点火器接线头,并具有小型不锈钢坩埚或石英杯的托器,试验器上部的防火花板和橡皮垫圈。氧弹量热器的

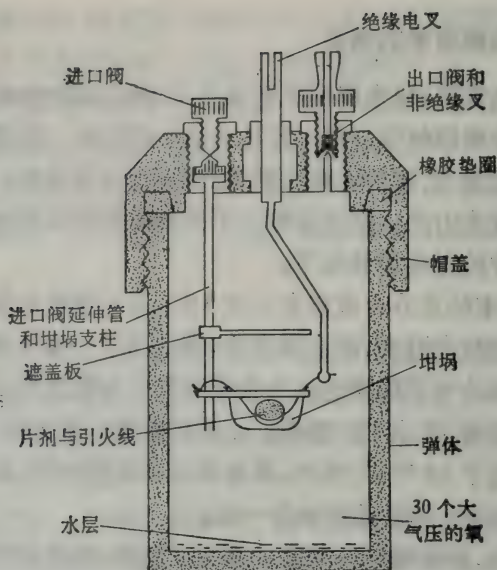


图 5-1 氧弹试验器, 作测定用

构造和片状物的位置如图 5-1 所示。将燃烧物置于石英杯中, 并将引火金属线的两端连结在电极上, 在弹底部注入约 5 毫升的水, 同时拧紧螺丝帽盖, 然后由进口阀注入 30 个大气压的氧气, 一分钟内完成。在注气开始时将出口阀打开几秒钟, 以便用氧气来取代含氮空气。注满氧气的氧弹就可以置于水浴中了, 但要检查一下该弹是否气密。

## 水浴的准备工作

绝热量热器的水浴锅保存在薄壁罐中, 薄壁罐可限量热器分开。我们将罐取来, 将氧弹放入罐内的固定装置上。然后将罐内注入清水一直到没过氧弹盖, 仅留下两个引火叉在水平面以上。每次测定热量, 均应在相同温度开始。由于水温通常低于要求的温度, 所以用加热器-电力搅动器系统 (immersion-heater electric



stirrer system) 来调节水温。一般的参考温度为  $22^{\circ}\text{C}$ ；在较热天气、无空调的试验室内,温度应从  $35^{\circ}\text{C}$  开始。

将已加温的浴器迅速地放在天平上,用吸量管调整准确重量。(对每一对氧弹和贮罐从一开始就要校准)称重后立即将浴器置于热量计中,并插入温度计和联结必要的电源。将保温水套密闭后,通过外罩将 Beckmann 温度计插入浴器中,约 5 分钟,整个系统将出现均匀的温度。

## 测 定 工 作

当出现稳定温度时,根据热量计各种指示装置所示,对 Beckmann 温度计读数。再按下引火电钮,稍许,Beckmann 温度计表明温度在上升。约 10 分钟后,温度再不升高时,即可读出最高的恒定温度。借助于 Beckmann 温度计校正表进行校正,把两次读数之差用于卡值的计算。

## 测定后的附加步骤

在最后温度读数以后,将氧弹移出浴器,并将盖旋开,检查样品是否完全燃烧。如果没有,试验应重新进行。如片剂已经正常燃烧,就应对最初收集在 Erlenmeyer 细颈烧瓶中液体的硝酸和硫酸含量进行查定,然后用  $1/10$  克分子的  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  进行滴定,一直到酚酞变为粉红色,再加入 5 或 10 毫升的  $1/10$  克分子的  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  溶液和加热 20 分钟。将液体冷却过滤,加入几滴甲基橙,对没有使用的那部份碳酸盐进行反滴定。第一次滴定标志着总酸量的形成,第二次滴定则仅表示为硫酸的含量。对于每一毫升的 0.1 当量的  $\text{HNO}_3$ ,其热量为 1.5 卡,而每一毫升的 0.1 当量的  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ,其热量为 3.6 卡。

滴定是认真而细致的工作,正常的材料仅含有少量的硫和氮,表 5-1 所示的数值,是我们从不同的材料中求得的,由于酸类的形

成而造成的正常误差是  $> 0.1\%$ ，也是属于能量确定本身的准确范围以内，对于标准化材料其差约为 11 卡。我们在用自己的材料所做的两次重复试验之间得出其差为 20 卡。

表 5-1 不同植物材料的硫酸和硝酸的热当量

物 种	植物器官	卡的校正值 <sup>a)</sup>
玉米 ( <i>Zea mays</i> )	根	1.3
	叶	2.7
	雄 花	3.5
	幼雌花	3.1
	籽 粒	4.4
向日葵 ( <i>Helianthus annuus</i> )	果 实	5.1

a) 应从 1 克干物质的热量值中减去。

## 卡 值 的 计 算

### 仪器的“水值”(water value)

计算任何物质的卡值，热量计应该首先整体标定，这是用苯甲酸(NBS 6323 卡/克)或丁二酸(Merch, 3022 卡/克)的小样品来完成的，这类样品的处理与已描述过的一般样品的处理相同。

标定是为了保证以后计算，能达到摄氏温度 1 度水浴锅的温度升高到必要的卡数，这就称为系统的水值( $W$ )。计算这一数值需要以下的资料：每克样品的卡值( $V$ )，样品乾重( $G$ )，燃烧前后 Beckmann 温度计上校准过的温差的读数( $\Delta t$ )，酸的形成和引火线的校正值( $\Sigma c$ )。在这些数量中存在以下的关系：

$$W = (VG + \Sigma c) / \Delta t \quad (5-1)$$

对于与任何热量计相联结的每一对氧弹和水浴锅的水值必需进行测算。这些数值随着气候条件可能随时改变。

## 样品卡值的计算

如果有上述的全部资料，包括水值，就可以将公式(5-1)改写

为下式

$$V = [W(\Delta t - \Sigma c)]/G \quad (5-2)$$

任何样品的卡值均可用这种方法计算。如果将已知的全部数值代入此式,  $V$  值就是所求的包括灰分含量的每克干重的热量, 这些数值可用于计算乾物质的贮存能量。

## 贮存能量的计算

如果能测定一次收获的全部成分, 就能计算总的贮存能量。表 5-2 所示就是对于两种不同作物——向日葵 (*Helianthus annuus*) 和玉米 (*Zeamays*) 的处理。该表中的测定是乾物质收获的精度和能量测定之间良好的对比。乾物质产量的值是玉米和向日葵分别以四次和六次重复的平均值。玉米的平均变率计算为总收获量的 12.3%, 而向日葵的变异率大于 10%。卡值的测定表明变率由零到 6% (附有 \* 号的)。标准样品的平均变率大约 0.4%, 总能量计算——(变异度大约 15%) 的精确度完全决定于乾物质的测定。

表 5-2 两种一年生作物的能量含量<sup>a)</sup>

植物器官	<i>Helianthus annuus</i> (地区种) 生长时间: 4 月 19 日—9 月 10 日(1963)			<i>Zea mays</i> (INRA 258) 生长时间: 4 月 20 日—9 月 13 日(1963)		
	干物质的 平均值 <sup>b)</sup> (克)	卡/克	10 <sup>4</sup> 卡/ 平方米	干物质的 平均值 <sup>c)</sup> (克)	卡/克	10 <sup>4</sup> 卡/ 平方米
根	284.2	4611	1.31	89.5	3192	0.29
茎	1203.5	4014	4.83	325.0	4155*	1.38
叶	566.0	3404	1.93	331.4	4045	1.31
雄花	—	—	—	13.2	4197*	0.05
果实	1158.9	5014*	5.81	1176.0	4291	5.05
总计	3212.6	—	13.87	1935.1	—	8.08

a) 附有 \* 号的重复表示离差大于 20 卡。

b) 六次重复的平均数, 变率为 12%。

c) 四次重复的平均数, 变率为 10%。



## 从化学分析中计算能量

对于农业、林业和工艺方面，生物材料的化学分析是重要的，在这方面存有大量的文献(如 Watt 和 Merrill, 1963)。主要的如无氮浸出物，粗蛋白质，粗纤维，树脂，脂肪和灰分等的常规分析，在地理生态比较 (geoecologic comparison) 方面，这些资料可换算为足够精确的平均卡值。

这种方法在表 5-3 和 5-4 中加以说明，表 5-3 中列举了化合物和物质类别的热卡容量，在表 5-4 中对于某些木本和草本物质列出了有关物质的总燃烧值的记载程序(水生植物可见表 3-1)。

表 5-3 对于生态推算重要的化合物热能容量<sup>a)</sup>

化合物或物质类别	千卡/克
淀粉	4.18
纤维素	4.2
蔗糖	3.95
葡萄糖	3.7
粗纤维	4.2
无氮浸出物	4.1
甘氨酸	3.1
亮氨酸	6.5
粗蛋白	5.5
草酸	0.67
乙醇	7.1
三棕榈精	9.3
棕榈精酸	9.4
异戊间二烯	11.2
木质素	6.3
脂肪	9.3

<sup>a)</sup> 编自 Pflanz (1964), Morowitz (1968) 和 Runge (1973)。

对于总的比较效果而言，这种测定和直接测定具有同样的作用。正如我们所指出的，在大多数情况下单位面积所计算的卡值取决于乾物质测定的精度而不是卡值换算。象表 5-4 中所示的这

表 5-4 从标准化学分析计算热量值的实例<sup>a)</sup>

生物材料	平均 热量 值	山毛榉木材		云杉木材		草本植物		豆科植物	
		重量 (%)	千卡 总计	重量 (%)	千卡 总计	重量 (%)	千卡 总计	重量 (%)	千卡 总计
粗纤维	4.2	—	—	—	—	30.6	1.28	20.1	0.84
木质素	6.3	22.7	1.43	28.0	1.76	5.0	0.32	5.0	0.32
纤维素	4.2	45.4	1.91	41.5	1.74	—	—	—	—
无氮浸出物	4.1	—	—	—	—	45.1	1.85	40.9	1.68
木多糖	4.1	22.2	0.91	24.3	1.00	—	—	—	—
树脂和脂肪	8.8	0.7	0.06	1.8	0.16	3.0	0.28	6.2	0.58
粗蛋白质	5.5	—	—	—	—	9.4	0.52	19.9	1.09
其他剩余部份	5.5	7.4	0.41	3.2	0.18	—	—	—	—
灰分	—	1.6	—	1.2	—	6.9	—	7.9	—
材料的热容量 (千卡/克)			4.72		4.84		4.25		4.51
无灰分材料热容量							4.56		4.89

<sup>a)</sup> 依 Runge (1973)。

类资料,不仅可以作为不同群落之间热能容量的比较,而且对将来生产力研究有进一步意义,如在 14 章中所讨论的。

【王业遽译】

## 第6章 北卡罗来纳州地区性 生产力的估算

Douglas D. Sharp, Helmut Lieth 和 Dennis Whigham

生产力研究的目的之一，就是提出和分析景观实际的和潜在的第一性生产力的模式。自从国际生物学计划(IBP)的初创以来，可用于这种测定的资料已大量增加；这些研究提出的模型最后将应用于预测几乎任何生态系统的产量。然而，现在从集约的立地条件研究中所获得的生产力资料，对于估算景观生产力模式仅具有有限的价值。无论生产量测定如何小心，所得的值，从严格的意义上只对于特定的立地条件和研究时期有效。为了适当估价景观生产量模式，需要与景观模式本身有关的大量测定。各种农业和林业的统计已经可以引用，并可用来说明景观产量模式。这些资料的大部分是表示每种土地用途的商业应用部分的第一性生产量（如作物的种子产量和森林的商用木料）。然而，应用相应的换算因子（总第一性生产量与商业收获量之比）可以将这种资料换算为总第一性生产量。如果已知生产量与收获量之比，对于土地用途可以进行相类似的分析。本章摘录了在北卡罗来纳州两年的研究工作，其中包括美国林业局和该州农业以及土地利用资料的应用，并作为该州100个县的全部土地利用范畴中净第一性生产力的估算率。对每县总净第一性生产量作出附加估计，即全州估算的净第一性生产率和该州总净第一性生产量的估算。Whigham等(1971)和Sharp(1973)处存有较多而又完整的有关文件。

## 历 史

Filzer(1951)是对于一个大地区估算生产量模式的第一个人。



表 6-1 每种土地利用范畴的用于确定县覆盖度  
和经济产量统计的资料来源<sup>a)</sup>

I. 森林

- a. 北卡罗来纳州的木材。1966。美国林业局报告 SE-5。
- b. 北卡罗来纳州南部海岸平原的森林资料。1952。美国林业局，森林调查通讯。No. 41。
- c. 北卡罗来纳州山区森林统计资料。1955，美国林业局，森林调查通讯。No. 46。
- d. 北卡罗来纳州北部海岸平原的森林统计资料，1955，美国林业局。森林调查通讯。No. 45。
- e. 北卡罗来纳州山麓地区森林统计资料。美国林业局、森林调查通讯。No. 48。
- f. 北卡罗来纳州南部海岸平原初次森林调查资料。1962，美国林业局林业经济研究组发行。
- g. 北卡罗来纳州北部海岸平原初次森林调查资料，1963，美国林业局林业经济研究组发行。
- h. 北卡罗来纳州山麓地区初次森林调查资料，1964，美国林业局林业经济研究组发行。
- i. 北卡罗来纳州山区初次森林调查资料，1964。美国林业局林业经济研究组发行。

II. 土地利用

美国农业部，土壤保持局：

类型 S-1：州土地利用概述(以亩计)。

类型 S-2a：概论——以地力分类的土地。

II. 作物统计资料

北卡罗来纳州农业统计资料。1967—1973。

联邦作物情报局提供，Raleigh，北卡罗来纳州。

IV. 水体面积

北卡罗来纳州各县分布图，1970，北卡罗来纳州罗利行政管理局估算统计组。

a) 见表 6-2

所用的详细资料是来自于第一次世界大战以前的德国，他将农业收获量作为一个指标。其中并不包括林业资料。同时 Filzer 也没有打算去计算总的第一性生产量。在德国在森林收获量方面的进一步尝试，是 Weck 利用统计资料而完成了绘制生产量模式图的工作，Paterson (1956) 完成了世界性的森林生产量模式图的绘制

州 北卡罗来纳  
调查者 Douglas Sharp

奥兰治 县名  
68 县号

资料来源 1: 收获量情报

36.0N 79.1W 县中心的  
地理座标

2: 面积资料

北卡罗来纳州森林, 农场 概述

3: 其它

北卡罗来纳州森林, 农场 概述, 美国农  
业部土壤  
保持局

土地利用类别	1 公顷数	2 经济产量 吨/公顷	3 换算 因子 <sup>a)</sup>	4 水份 含量	5 相应换 算因子 <sup>b)</sup>	6 产量调 正率 <sup>c)</sup>	7 总生产量 <sup>d)</sup>	
针叶林	62526	.63	2.0	0	2.0	1.26	78783	<sup>a)</sup> 12.90
阔叶林		.81	2.0	0	2.0	1.62	101292	<sup>b)</sup> 80658
玉米	2711	3.32	2.62	.12	2.31	7.67	20793.37	
大豆	627	1.28	4.52	.12	3.98	5.09	3191.43	
烟草	991	2.16	2.03	.12	1.79	3.87	3835.17	
小麦	1153	3.03	3.69	.12	3.25	9.85	11357.05	
燕麦(冬季)	910	1.69	5.30	.12	4.66	7.88	7170.80	
花生	0	0	2.00	.12	1.76	0	0	
棉花	0	0	2.08	0	2.08	0	0	
马铃薯	8	11.77	2.47	.75	.62	7.30	58.40	
甘薯	4	17.93	2.47	.75	.62	11.70	44.68	
干草	2286	3.47	1.30	.14	1.12	3.89	8892.54	
城市面积	5972	.50	.50	0	.50	.25	1495	
水体面积	81	5.00	1.00	0	1.00	5.00	405	
草原——牧场	10164	3.47	.60	0	.60	2.08	21141.12	
果园——葡萄	176	.81	2.00	0	2.00	1.62	285.12	
开阔地	1753	3.47	.60	0	.60	2.08	3646.24	
轮作地	6944	3.47	.60	0	.60	2.08	14443.52	
其它								
燕麦(春季)	0	0	5.22	.12	4.59	0	0	
土地面积总计	96306						276834	<sup>a)</sup> 90334
							县的总 生产量	

实际的=103077

加权县生产量率:

a) 总产量/收获量

(总产量/总面积)

2.87

b) 3 栏数乘 (1.00-4 栏数)

(吨/公顷/年)

c) 5 栏数乘 2 栏数

可能加权的县生产

d) 6 栏数乘 1 栏数

量率: 9.38

e) 可能的森林生产量率

(吨/公顷/年)

f) 可能的总森林生产量(吨/公顷/年)

g) 可能的总的县产量(吨/公顷/年)

图 6-1 通过土地利用类别计算各县第一性生产量的调查单

表 6-2 州内各类地区的净第一性生产量资料的摘要  
(干物质以克和吨计)

北卡罗来纳 州生产力的 剖析(年)	地 区	面 积 (10 <sup>3</sup> 公顷)	%总计	净生产力的比率 (克/米 <sup>2</sup> /年)	净生产量面积 (10 <sup>3</sup> 吨/年)	%总计
1971	山 区	2,175	16.0	251	5,454	13.9
	山麓区	4,018	29.5	259	10,411	26.5
	东北海岸平原	4,067	29.9	321	13,076	33.2
	东南海岸平原	3,350	24.6	310	10,384	26.4
	总 计:	13,609	100.0		39,325	100.0
1972 未经校正的森 林产量资料	山 区	2,160	16.6	260	5,623	13.7
	山麓区	3,988	30.7	277	11,029	27.0
	东北海岸平原	3,446	26.6	391	13,483	32.9
	东南海岸平原	3,391	26.1	318	10,793	26.4
	总 计:	12,984	100.0		40,928	100.0
经校正的森 林产量资料	山 区	2,160	16.64	628	13,564	13.0
	山麓区	3,988	30.17	592	23,593	22.6
	东北海岸平原	3,446	26.54	927	31,949	30.6
	东南海岸平原	3,391	26.11	1046	35,453	33.9
	总 计:	12,984	100.0	805 = $\bar{X}$	104,559	100.0

表 6-3 1971 和 1972 年中使用的作物换算因子的对比

土地利用类别	换算因子 <sup>a)</sup>	
	1971	1972
玉 米	2.03	2.31
大 豆	3.92	3.92
烟 草	2.68	1.79 <sup>b)</sup>
小 麦	2.15	5.24 <sup>b)</sup> ; 3.25 <sup>c)</sup>
燕 麦	2.64	
冬 作	—	5.49 <sup>b)</sup> ; 4.66 <sup>c)</sup>
春 作	—	5.41 <sup>b)</sup> 4.59 <sup>c)</sup>
花 生	2.64	2.64
棉 花	2.08	2.08
马 铃 薯	0.60	0.60
甘 薯	0.60	0.60
干 草	1.12	1.12

a) 干重生产力/湿重收获量    b) 由试验推导的换算因子    c) 这些换算因子在1972年的报告中使用过。



工作。他们的资料仅限于木材收获量,而不是总的第一性生产量。因为木材生产量与总生产量之间出现可预测的比率关系,这就使 Lieth(1964)可能利用 Paterson 的资料来创作他的第一张世界性的第一性生产力图。Whittaker(1961, 1966), Lieth(1964), Mousi(1968), Whittaker 和 Woodwell(1968, 1969), Kira 等(1969)和 Satoo(1970)都已经证明了用部分生产量值,去计算总的生产力数字是可行的。这些作者在同一时代而分别地工作,从他们的工作和其他人的工作中,已经带来了生产量比率的基本知识,根据它用农业和林业资料就能绘制生产力图。

## 方 法

在图 6-1 中,对每一种土地用途应用了各种不同的资料来源(表 6-1 和其中所引用的有关参考资料),借以确定县覆盖度(county coverage)和经济产量(commercial yield)的资料。用图 6-1 作为一种模型,其计算程序如下。对每一种土地利用类型的第一性生产力率进行估算。经济产量资料(第二列)乘以相应的换算因子(第三列),对于每一土地利用类型,其换算因子是所估算的总第一性生产量与经济产量之比。

1971 年所使用的换算因子,是从文献综述和通过北卡罗来纳州立大学的 Ray Noggle 博士和 Douglas Gross 博士的合作(Whigham 等,1971)而确定的。有几种作物的换算因子,是在北卡罗来纳州的几个农业试验站的实际样品所校正的。在 1972 年所使用的换算因子则有所不同,将继续进行较为详细地讨论。

对于有些作物类型的经济产量资料,是以湿重的数字为基础的,同时还必须用所估算的水分含量(第四列)对其干重的相应值(第五列)校正换算因子。经济产量取自 Dorman 等(1970)(第二列),继而乘以已校正的换算因子(第五列)。确定每一土地利用类型的总的县生产量,则用已校正的生产力率(第六列)乘以覆盖度数据(第一列)。总的第一性生产量就是对于每一土地利用类型估

表 6-4 在北卡罗来纳州使用换算率的计算从商品材资料估算净森林生产率

测 定	山 区	山 麓 区	海岸平原区
商品材的生长, 美国 林业局调查资料 克/平方米/年 平均值:	北卡罗来纳州山 区县份的平均值 266	Alamance 县 265 Orange 县 287 Durham 县 247 266	Beaufort 县 250 Washington 县 307 Pitt 县 319 292
森林净生产量 人工林调查资料 克/平方米/年	田纳西州山区县 份产量率的平均值 (Deselm 等, 1971)	Duke 森林 <sup>a)</sup> 短叶松( <i>Pinus echinata</i> ) (18 个林分) 564 刺果松( <i>Pinus taeda</i> ) (47 个林分) 998	Beaufort 县人工林 <sup>b)</sup> 刺果松( <i>Pinus taeda</i> ) 28 个林分) 林龄 10 和 11 年 2230 林龄 12 年 1840 林龄 4 年 430
平均值	765	781	1500
换算率(森林净生产 量/商品材的生长)	2.88 <sup>c)</sup>	2.94	5.14
平均换算率		3.65(应用于全部地区)	

a) Ralston, C. W., 和 C. F. Korstian (1957—1958), 山麓区人工林资料(未发表)。

b) Nenceth, J. C. (1971) 在刺果松 (*Pinus taeda*) 和湿地松 (*Pinus elliotii*) 人工幼林中干物质产量, 博士论文。Raleigh, 北卡罗来纳: 北卡罗来纳州立大学。

c) 在山区林木新材积生长率与山麓区或在 De Selm 等州有林的生长率相似的前提下基础上(1971)。田纳西州生产力的剖析(仅限于山区的县份)。

算之和, 则一个已加权的县生产力率 (总生产量/总面积) 即可确定。计算机图 (Reader, 1972) 就可以用来比较已经图解加权的县第一性生产力率以及每一土地利用类型比率。

## 结 果

表 6-2 摘录了州内四个地区 1971 年第一性生产量的估算, 其平均地区产量率较湿润的温带气候可能预计的为低(Art 和 Marks, 1971; Whittaker, 1970; Bray 和 Dudkiewicz, 1963; Duvigneaud 和 Denaeyer-DeSmet, 1967; Satoo, 1967; Madgwick, 1968; Post, 1970;

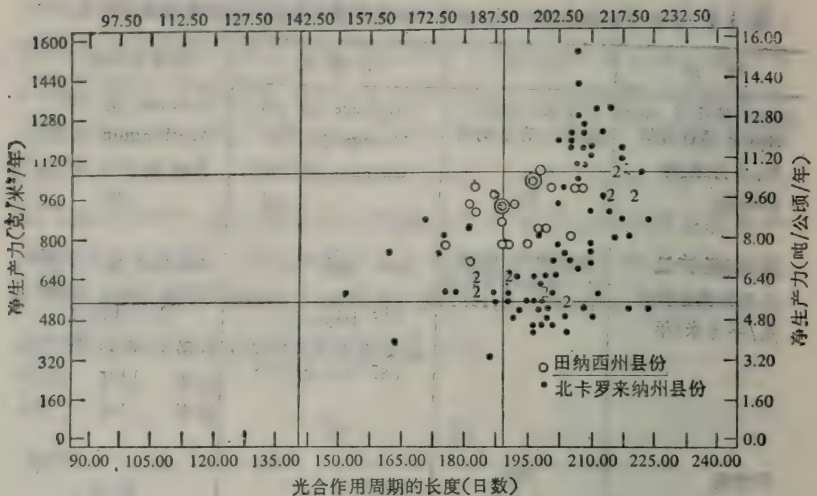


图 6-2 北卡罗来纳州和田纳西州所属各县的净第一性生产力率对于生长季节长度的比较。横坐标：光合作用期以天计；纵坐标：净第一性生产率(100 克/米<sup>2</sup> = 1 吨/公顷)。数字 2 所记入的地方就是北卡罗来纳州的两个点占据相同的地位；双圈表示在田纳西州的两个点占相同的地位。

Woodwell 和 Whittaker, 1970; Odum, 1971)。基于这种假设，即 1971 年低的估算是由于原来成组的换算因子不精确的结果。那么 1972 年就集中于后者的再估算。在全州内各农业试验站进行了五种作物(表 6-3)精细采样，在某种程度上，1971 年作物换算因子全部更改了(Sharp, 1973)。当 1972 年把各种换算参数用于各种作物上时，在四个地区所估算的产量率是有所增加。但仍然低于所预期的数字(表 6-2)。由于作物换算因子的改变，并不能明显地改变县第一性生产力率，所以在 1972 年审定了森林收获量的换算因子并使其有显著地改变(表 6-4)。

这些改变是以林业局资料和以前的两种研究结果之间的比较为基础的，在海岸平原地区，林业局资料表明商品材平均产量率为 292 克/米<sup>2</sup>/年(2.92 吨/公顷/年)。Nemeth(1971) 指出在那些县份之一的波弗特县，美国刺果松(*Pinus taeda*)和湿地松(*Pinus elliotii*)的混交林中其平均产量率为 1500 克/米<sup>2</sup>/年。Ralston 和



Korstain 在山麓区早期的研究(未发表)认为对于林业局资料应进一步比较。对于阿拉曼塞 (Alamance)、奥兰治 (Orange) 和达勒姆 (Durham) 等县, 林业局的估算表明平均生产力为  $266 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  (表 6-4)。在相同县份的美国刺果松 (*Pinus taeda*) 和短叶松 (*Pinus echinata*) 的林分中, Ralston 和 Korstain 估算收获量的森林生产力率为  $781 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。较高的产量值是出现在经营管理的人工林中, 这就是意味着大多数未经经营的森林在某种程度上产量率较低。根据那个假设, 平均换算率 (Snedecor 和 Cochran, 1967; Lieth, 1972) 可用于每一个地区 (表 6-4)。根据 DeSelm 等 (1971) 和山区乔木生长率与山麓区相同的前题, 相似的平均换算率可用于该州的两个地区之中。不同的平均换算率对每一个不同地形的区域进行计算, 而全州内相同的平均换算率  $3.65$  (表 6-4) 可作为估算每县的森林生产量 (县森林生产量是以森林调查资料, 乘以每一区域的平均换算率或该州的相同平均换算率)。应用已校正的森林换算因子, 则表 6-2 表明在四个地区内所估算的产量就大为增加。图 6-2 证明这些县的估算与田纳西州所作的各县第一性产量估算是完全相符的 (DeSelm 等, 1971)。

## 北卡罗来纳州生产力的模式

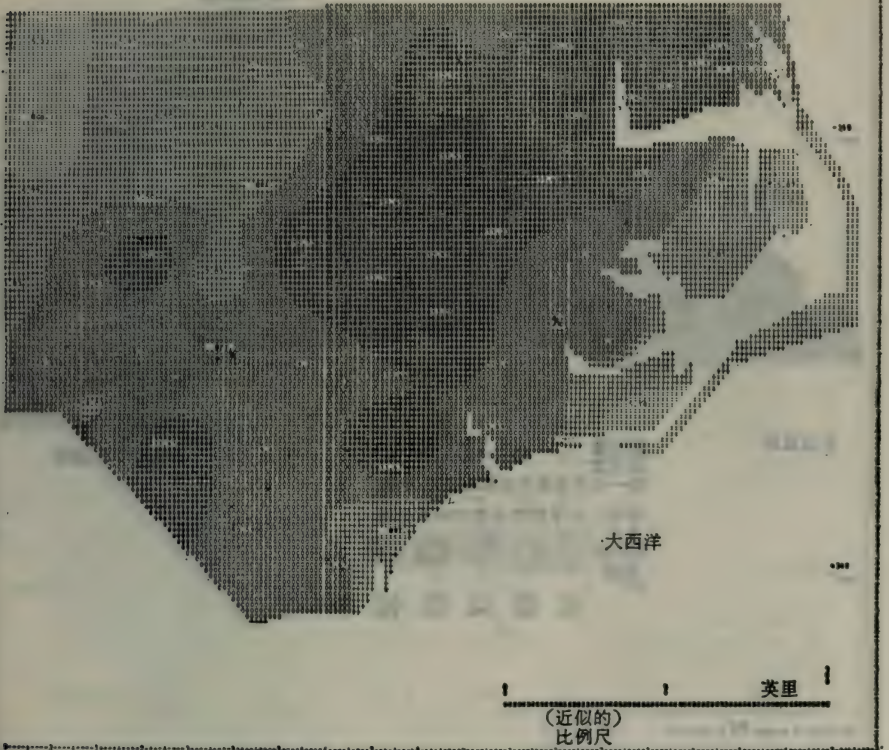
所估算的净第一性生产力的范围, 是从  $400 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  (Alexander 县, 山麓区) 到  $1358 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  (Hertford 县, 海岸平原区) 并分别应用, 而北卡罗来纳州的每一区域, 则应用平均换算率。对大多数县的估算, 其生产力率在  $600-1200 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  之间 (图 6-3)。该州第一性生产量的平均率为  $805 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。而一般的平均换算率在该州全面的应用, 所作的图形如图 6-4。对于大多数作物 (图 6-5 即为一例), 在东部各县生产力是最高的, 而在山麓区和山区各县则较低。在 1971 年的研究中, 如从全部土地利用类型来考虑, 则明显地出现东-西向的生产力梯度 (Lieth, 1972)。在应用 1972 年各换算因子时, 东-西向模式仍然存在, 但不甚明显 (比较



图 6-3 1972 年北卡罗来纳州所估算的县净第一性生产力率的分布图，三个不同的平均换算率的基础

图 6-3 和 6-4)。这是由于在山区地带的各县 2—3 倍于所校正的生产力率所致。这种结果完全是可能的，因为在山区县份的林地具有极高的百分率，同时也可以得出这样的结论，对于山地县份具有较高生产力的估算，完全是由于较为适合的土壤，气候和地形因子的结果。

弗吉尼亚州



图上的资料点即是每一个县的产量率,数值是在该州每一地区所测定的求得的。 $1 \text{ 吨/公顷} = 100 \text{ 克/米}^2$

## 通过环境因子控制生产力率

自然和人为影响植被单位的生产力率,是受土壤、气候、地形和有关时间的综合控制。人类的利用也能影响一个地区的第一性生产力值的幅度。这已经认为是在湿润气候条件下大多数的土地





图 6-4 1972 年北卡罗来纳州所估算的县净第一性生产力率的分布图。各资料点的

利用方面，其总的净第一性生产力是与有利生长条件的开始和持续最高度地相关。在北卡罗来纳州，物候学的研究已经表明，在东部的县份较西部各县，其生长季节开始早而结束晚 (Radford, 1971)。可以认为在全州范围内，生长季节的长度与第一性产量率之间有相关性，但图 6-6 表明这两个因子之间的相关是有限的。几个山区县份 (Mitchell, Transylvania, Avery 和 Graham) 虽然生长季节长度较短，但仍有高的第一性产量率。加之，Dare, Carteret

弗吉尼亚州



值是由该州全部地区所应用的一般平均换算率所确定的。 $1 \text{ 吨/公顷} = 100 \text{ 克/米}^2$

和 New Hanover 的海岸平原区各县,在长的生长季节条件下而表现出低的生产量率。实质上,生产力率和生长季节长度之间的明显相关关系,并不能用表明北卡罗来纳州大小面积的关系来证明。然而,Reader (1973)已经明确地证明了气候对于大面积(生物群落类型)第一性生产力的决定性影响,而生长期长度和净第一性产量率之间,存在着一种相关,这种相关在 12 章中进行估价。

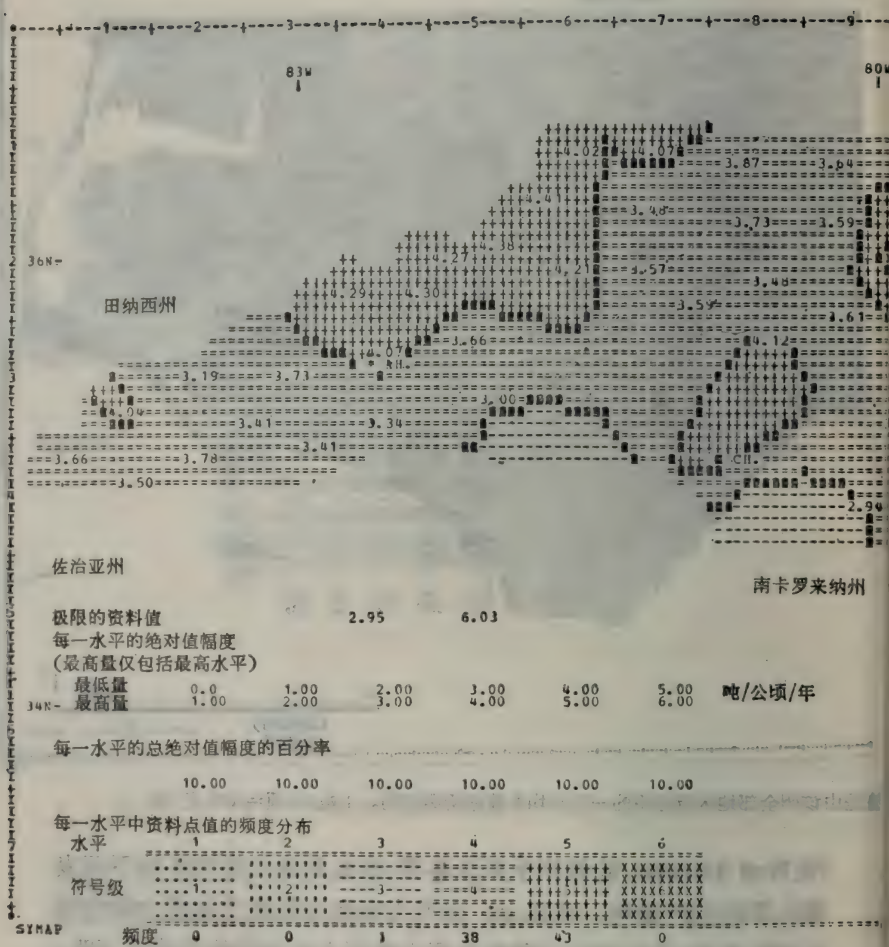
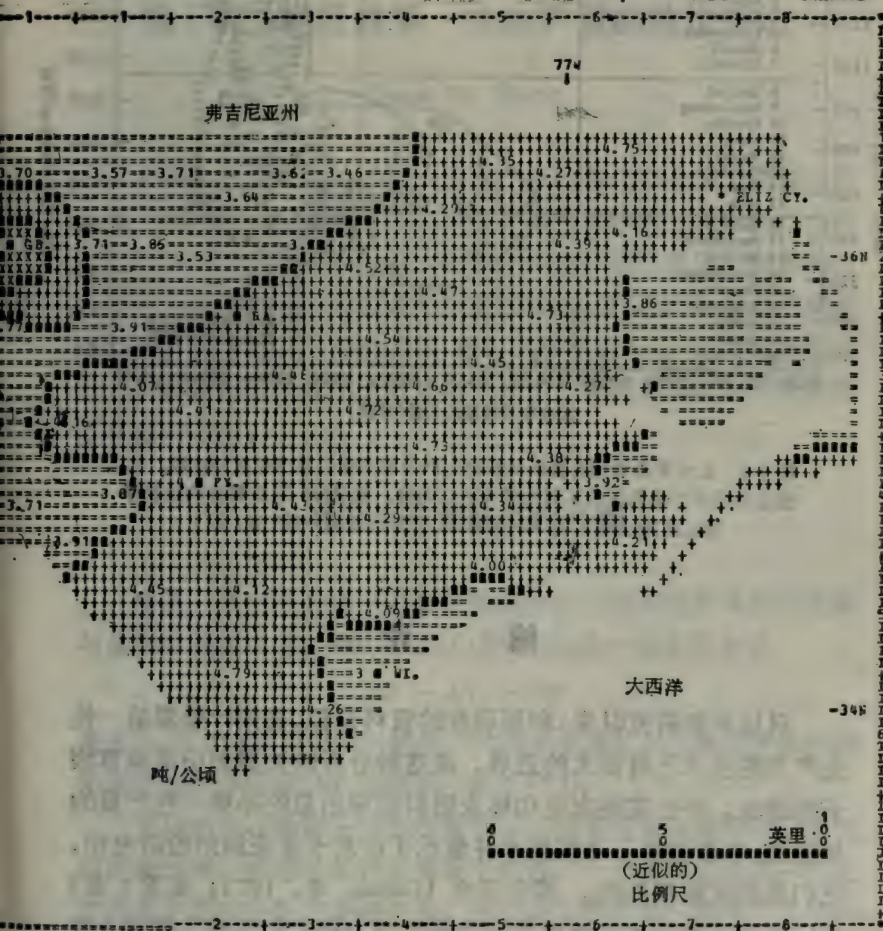


图 6-5 1972 年烟草的县生产





分布图。1 吨/公顷 = 100 克/米<sup>2</sup>



图 6-6 北卡罗来纳州各县所估算的生产力率与生长季节长度的比较。这些县份因自然地理区的不同而成为不同的组。横坐标：以日数计的生长季节长度；纵坐标：净第一性生产力(1吨/公顷=100 克/米²)

## 结 论

自从早期研究以来,利用现有的资料来源,去预计景观第一性生产力的技术已有很大的进展,像这种分析的关键部份是换算因子的确定,并由其将农业和林业资料而导出总的净第一性产量的相应值。本章总结了这些技术并显示了在北卡罗来纳州的研究中,它们是如何被精炼的。其它研究(Cottam 等, 1973; 见第 7 章)也已证明这种技术能够用来把景观生产力模式和环境主要因子联系起来。

[王业莲译]

## 第7章 地区性第一性生产量的估价方法

David M. Sharpe

大多数已发表的关于第一性生产量的著作都是基于当地地区水平上的。而地区生产量的估计又是基于植物群丛地段生产力的的小样本,并用外推法求得的。当前,地区生产率已经以更完整的方式进行了研究,例如东部落叶林群落计划(EDFBP)的群落类型与区域分析计划,它是美国对 IBP 的贡献之一。本章的目的是对一些特定地区所应用于估计第一性生产率的方法进行评论并提出改进的方向。

### 地区生产量的概念范围

净第一性生产力定义为绿色植物单位时间和空间累积光合量与累积呼吸量之差。Woodwell (1970) 把这一关系用公式

$$GP - R_{sA} = NP$$

来表示,其中  $GP$  是总第一性生产力或光合量;  $R_{sA}$  是自养性植物所有器官的呼吸量;  $NP$  是净第一性生产力。

更概括地,净第一性生产量可以设想为任意时期和空间单位内的瞬时率,或者是累计总量或平均值。一个植株的净第一性生产量是它各部分生产量的总和;每公顷上的净第一性生产力是该面积上所有植物的生产量总和,对于从单一叶片到生态圈的任一空间体系而言均可按此类推。估计净第一性生产量的每一种方法只适用于某种有限的时间和空间。植物与大气之间二氧化碳的交换仅限于小面积和短时期内可以用红外气体分析仪这类仪器进行测定。收获量技术通常只适用于在不足 1 公顷的面积上进行。所



选择的范围要求相应的方法。相反地,采用的方法对于研究的时间和空间范围有一定的限制。究竟什么样的范围(尺度)对说明地区第一性生产量最适宜呢?当前使用的方法其适应程度又如何呢?是否有可以改进的地方呢?

已经设计了许多计划来表示生态单位的体系性质 (Novikoff, 1945; Evans, 1956; Dansereau, 1962)。例如, Rowe (1961)建立了一个体系是经地方和地区并由近期而单一的生态系统到生态圈 (Friederichs, 1958) 延伸而成的。虽然从概念上说,这些体系不是基于必要的结构而用概念作为测定的范围。Goff 等人 (1971) 建立的一个地区性体系是以必要的资料集为根据的,并便于使用计算机去研究由不同的线性维量增加的地区,如图 7-1 所示。这个生态圈(用 R1 表示)其特征长度(地球周长)大于  $10^4$  公里,生物群落(R2)的特征长度为  $10^3$ — $10^4$  公里,如此类推,经过一系列较小地区的演替 (R3—R5) 直至其特征长度等于或小于  $10^{-1}$  公里的研究生境(R6—R8),而 R9 和 R10 则分别为有机体和器官所占据的空间单位。

同样地,一个时间体系可以跟量子或分子的瞬时交换率、几十年和几百年演替过程和土地利用的变化区别开来。时间的单位如图 7-1 上方所示。时间体系的水平可区分为瞬时(近似于一秒或一分)、日、周、月、年、十年和百年。

一定时间的尺度已经明显或不明显地争论过。Lieth (1970, 1971a)提出按“生产力研究中的物候学观点”处理日和周时期内的第一性生产量。生产力经过数年或数十年演替的改变,许多生态学家已经研究过。E. P. Odum (1960)、Golley 和 Gentry (1965)比较了撂荒地在不同时期内的生产力。Loucks (1970)的假说认为在演替进程中先锋阶段后期的植被地段生产力有一个高峰,随着演替的进展则将出现生产力的下降。Kira 和 Shidei (1967)在森林的年龄序列方面发现有相似的趋势。有人建议把生物量的累积比率作为演替阶段的指数 (Whittaker, 1966; Woodwell, 1967)。因此,按日、周、年的净第一性生产量累积与植物群落地段的成熟

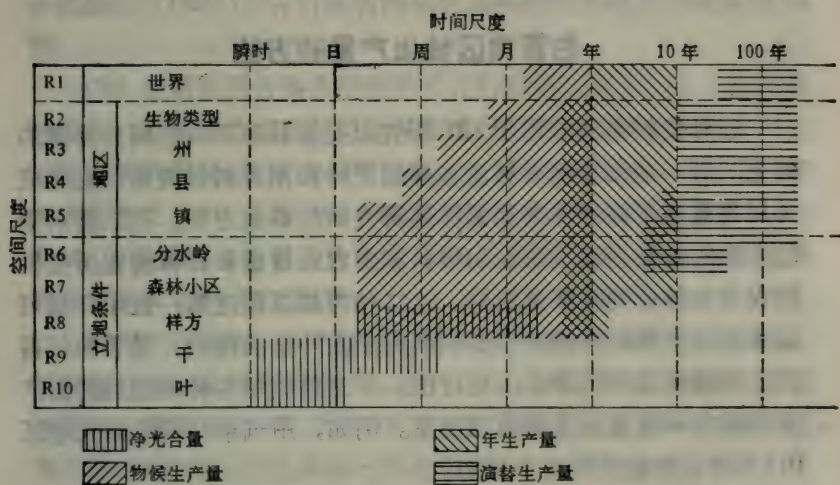


图 7-1 适于地区生产力的某些空、时尺度 (阴影线部分) 和关于空-时体系的生产量积累的主要时期

和演替相关的年生产量趋势就无疑地成为生产量研究中的同样课题。对于短于物候生产量所含时间的净光合量测定已经引起了应用气体交换方法的生理学家极大的注意。

一般说来, 空间和时间是通过进程的速率而联系起来的, 恰如时间和距离与速度所发生的关系一样。物候生产量和年生产量以及在演替过程中年生产量的变化通常涉及时间与面积方面的变化, 并随其间距的加大而逐渐加大。图 7-1 中水平虚线将处在 R2 到 R5 水平的地区与世界 (R1) 和小点研究 (R6—R10) 区别开来, 借以确定与地区性研究有关的生产量的范围。物候生产量、年生产量和演替生产量的估计对于判断地区生产量都是重要的。处于地区性生产量范围以内空-时体系的因素用阴影线表示于图 7-1 中。图 7-1 的关键在于研究由有显著差异的空间和时间维量所构成的地区生产量时需要不同的资料, 使每一份资料均可全面地说明在适当的时间和面积上光合总量与呼吸量之差。

## 估算地区性生产量的方法

三种资料来源曾用于 1BP 研究以提供具有不同空间分辨率的信息。其一是用连续森林清查样地资料和相对增长关系而发展成为用每县若干样地作为加强样地研究网的等效方程。其二是利用已发表的各县土地利用面积资料和由农业普查和森林清查所提供的农业和林业的收获量资料。这二种方法都假定第一性生产量可以根据这些资料并用适当的转换因子由外推法得到,至于如何得到这些转换因子则将在以后讨论。其三是利用各种最适当的生产量指标在环境变量上的回归关系。例如,用气象站网绘制大地区(R2 和 R3)和世界的生产量图。

在下一节里,每一种方法都将利用大量现存资料,因为实际上不可能在野外的大量点上去收集新资料,不幸的是,为其它目的而取得的资料需要作很大修改才能用于地区生产量的研究。

### 连续森林清查

美国森林资源是由美国林业局按照连续森林清查(CFI)计划定期调查的。CFI 计划下达到地区内有关的机构,例如田纳西州流域管理局(TVA)。

CFI 计划包括由森林清查样地所组成的森林样品,其样地是定期复查的(如隔 5 年或 10 年)。样地通常设置成格状系统,林业局设置的样地为 3 英里(4.8 公里)的方格,而 TVA 则为 8.5 英里(13.7 公里)的方格。设置可变半径样地(林业局)或固定半径样地,通常是 0.08 公顷(TVA)。在每个样地上的挂牌林木是固定的,以便使 CFI 计划的基本记录与固定林木的测定值相关。每一株林木按树种分类,并按胸径大小分为小径材,圆柱材和锯材,测定值按林木的商品种和商品材大小(胸径 $\geq 12.7$  厘米)作为估计林产品的数量与质量的依据,同时调查商品种的小径材借以估计其成为林产品的可能性,并对非商品种林木进行测定,记载每一株林



木的胸径 (DBH), 并对具有商品材规格的商品林木记载其它属性。

CFI 的调查报告具有两种形式, (1) 利用已发表的提供有关森林类型, 商品林分蓄积以及在某些情况下关于商品林木的蓄积生长资料等的摘要, 这将于下节讨论。(2) 利用穿孔卡片或磁带对未发表的有关 CFI 计划中每一样地上每株林木的资料进行记录, 由 TVA 所提供的样地记录是讨论、研究的基础资料, 这种方法可同样适用于其它的 CFI 资料。

在田纳西州的 224 个样地记录正用于检验和修订这一方法, 其中部分样地设置于 1960 年, 并于 1965, 1970 年进行复查, 其它样地则设置于 1966 年, 于 1970 年进行了复查。从 1965(或 1966) 到 1970 年的时间内计算每一样地平均的年净第一性生产量, 并选在 1970 年计算样地生物量 (DeSelm 等, 1971)。

每一样地的平均年净第一性生产量和生物量是每一林分各组成部分的生产量和生物量的总和。已经计算过圆柱材、锯材和小径材的生物量和第一性生产量, 然后得出下木和根部的生物量和生产量以及昆虫消耗量的调整值。所考虑的林分各组成部分和每一组成的净第一性生产量和生物量的蓄积量是用一般方法计算的, 如表 7-1 所示。

对每一测定的任何树种和径级的生物量都是用林木所记载的胸径, 并用胸径与干、枝生物量相关方程和胸径与叶生物量相关方程计算的。相关方程是由 Sollins 和 Harris (未刊稿) 根据 Sollins 和 Anderson (1971) 在佐治亚州、北卡罗来纳州和田纳西州的针、阔叶树种的树干解析材料计算而导出的。该方程式由 Beauchamp 和 Olson (1972) 对回归分析资料作对数变换借以消除固有偏差而经过了校正, 其相关方程是(方括号内是原相关方程, 前面是校正因子)

$$BB = 1.15[0.119D^{2.393}]; \quad FB = (1.37)[0.03D^{1.695}]。$$

式中  $BB$  是干和枝条的生物量以乾重公斤数计;  $FB$  是叶生物量以乾重公斤数计;  $D$  是胸径以厘米计(本书中用  $DBH$  表示)。

1965 年 (或 1966 年) 和 1970 年的圆柱材和锯材以及 1970 年的小径材的生物量是按干和枝条加上叶的生物量总和而计算的。每一株圆柱材或锯材林木的净第一性生产量是按 (1) 1970 年与 1965 (或 1966) 年的干和枝条的生物量之差除以 5 年或 4 年间隔期 (2) 1965 (或 1966) 年和 1970 年的平均叶生物量乘以叶周转率 (落叶树每年一次, 常绿树假定为 3 年一次) 因为 TVA 直到 1970 年调查时才测定小径材, 只有叶的生产量可根据 1970 年叶生物量乘以相应的周转率进行计算。而小径材的干和枝条生产量可以从 1965 年到 1970 年间生长为圆柱材的林木所计算的生长量加以补偿。这些林木在 1965 (或 1966) 年的 DBH 由 TVA 任意地指定为 0, 以致在本项研究中干、枝条生产量可相应地增高。

可惜的是没有一个森林清查计划将全部具有生态学意义的林分组成均加以记载。在原有的调查中 TVA 未调查小径材; 苗木、草本、灌木和根系的生物量和生长量均未测定。对于附加生产量的较正值则列于表 7-1 中。

表 7-1 田纳西流域管理局森林清查样地上计算净第一性生产量和蓄积量的概况

林分组成成分	1965—1970 净第一性生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	1970 年立木(公斤/米 <sup>2</sup> )
下木(枝和根)	30——研究地区的平均值	0.135——研究地区的平均值
小径材	仅限于叶的部分: 叶生物量×周转率	干和枝、叶(1970 年调查值)
圆柱材和锯材	干和枝: 1970 年生物量减去 1965 年生物量 叶: 平均生物量×周转率	干和枝、叶(1970 年调查值)
根(小径材, 圆柱材, 锯材)	枝条生产量的 25%	枝条生物量的 25%
昆虫消耗量(小径材, 圆柱材, 锯材)	枝条生产量的 3%	无

其中草本和灌木的地上和地下部分生产量设为常量 30 克/米<sup>2</sup>/年, 林木根部生产量设为地上部分生产量的 25%, 而动物消耗量则设为地上部分生产量的 3%。

由于广泛地用相对生长关系，以致这种方法具有某种不确定性。来自田纳西州西部林木的树干解析资料并未包含在 Sollins 和 Anderson 的资料中，由于大林木树干解析的困难造成偏向于抽取小径材和小圆柱材样品。但在取得大量树干解析材料之后，这种相对生长关系是可靠的。

此外，下木、根系和昆虫消耗量的校正值是具有某种随意性的。表 7-2 列举了在田纳西州 Knox 县 TVA CFI 样地的净第一性生产量与生物量的估算情况，净第一性生产量普遍地随着断面积的增加而增加。而蓄积量从 360 号样地 36 克/米<sup>2</sup>/年提高到 365 号样地的 1230 克/米<sup>2</sup>/年，在这种情况下对圆柱材和锯材的断面积作了记载，但不计小径材的断面积，株数等级确定如下(TVA, 1967)：

过密的：树冠 100% 郁闭或者每英亩不只 700 株幼苗或幼树  
(每公顷 1,750 株)。

优良的：70—99% 树冠郁闭或者每英亩有 550—700 株幼苗  
或幼树(每公顷 1,360 株)。

中等的：40—69% 树冠郁闭或者每英亩有 300—549 株幼苗  
或幼树(每公顷 1,040—1,359 株)。

较差的：10—39% 树冠郁闭或者每英亩有 100—300 株适当  
分布的幼苗或幼树(每公顷 247—1,039 株)。

其它的：不足 10% 树冠郁闭或者每英亩不足 100 株适当  
分布的幼苗或幼树(每公顷 247 株)。

360 号样地是短叶松(*Pinus echinata*)和矮松(*Pinus virginiana*)密集的圆柱材林分，在 1960—1965 年间进行过采伐，到 1970 年估计只剩下每公顷 100 株幼树；相反地，365 号样地为黄松硬木林分，其中有大量而快速生长的圆柱材和锯材的林木，并无采伐迹象。

对于 360 号样地极低的生产量是由于指定每一样地下木生产量为常量 30 克/米<sup>2</sup>/年。这个数值对于田纳西州的郁闭林分的代表性，胜于撂荒地和近期利用的其它土地。同样，最近的研究提出



表 7-2 在田纳西州诺克斯县被抽中样地上的净第一性生产力  
(克/米<sup>2</sup>/年)和生物量(公斤/米<sup>2</sup>)——干物质重量

样 地 号	森 林 类 型	断 面 积 (米 <sup>2</sup> /公顷) <sup>a)</sup>	株 数 等 级	净第一性生产量(林木)			生 物 量		
				胸径(厘米)		总和	胸径(厘米)		总和
				2.5—12.4	≥12.5		2.5—12.4	≥12.5	
360	391 <sup>b)</sup>	0.0	劣	6	0	36	0.08	0	0.21
361	380 <sup>c)</sup>	1.44	良	213	260	503	5.02	0.92	6.08
363	380	1.73	良	57	278	365	2.02	1.29	3.44
365	380	27.74	优	43	1153	1226	1.02	22.84	23.99

a) 林木胸径 ≥ 12.5 厘米。 b) 柏松—硬木林。 c) 黄松硬木林。

根生产量显著地高于迄今所臆测的数值(Harris 和 Todd, 1972)。更好地去测定这些常常被忽略或者难于测定的林分组成, 肯定地将会提高森林生产量的估计。

表 7-3 田纳西州生产力分布: 在田纳西州二种立木类型的  
不同自然地理区域森林生物量与净第一性生产力

地 区	优良立木		所有立木等级	
	1965—1970	1970	1965—1970	1970
	净第一性生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	生物量 (公斤/米 <sup>2</sup> )	净第一性生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	生物量 (公斤/米 <sup>2</sup> )
阿巴拉契亚山脉	1203	19.5	1081	17.6
大峡谷 (Great Valley)	1108	15.6	940	12.5
坎伯兰高原	899	14.0	831	12.5
里姆高地	1001	15.4	894	13.4
纳什维尔盆地	1086	21.4	970	17.0
田纳西州西部	1419	20.6	1074	15.3
平 均	1091	16.7	936	13.8

表 7-3 说明了在每一自然地理范围内的 TVA 样地所计算的第一性生产量与生物量 (根据 Fenneman, 1938)。如果只考虑过于稠密的和优良的样地, 则估计的生产力从坎伯兰高原的 899 克/米<sup>2</sup>/年变化到田纳西州西部的 1419 克/米<sup>2</sup>/年。如果将所有等级的样地都包括在内, 则计算的生产力与生物量均将降低如表

7-3 所示,其减少量较表 7-2 所列举的是过于少了,因为田纳西州的 224 个 TVA 样地中有 134 个属于过于稠密的或优良的类型,79 个属于中等类型,在所计算的圆柱材和锯材的生产量中大多数均具有高的生产量水平。

### 普查与转换系数

生产力研究的另一种方法是用北卡罗来纳州、田纳西州、纽约州、马萨诸塞州和威斯康星州的生产力分布图来表示。这些研究由四个组分别进行,而又互相配合。在某些方面是用不同的技术和资料(Art 等, 1971; DeSelm 等, 1971; Stearns 等, 1971; Whigham 和 Lieth, 1971) 的。生产力分布图表明由联邦局和州局所收集的数据库具有除地区生产力以外的目的。对每一分布图的主要要求是确定每一个县中各种地类的面积并确定每一地类的平均的第一性生产量值,再乘以相应面积以求得所有地类之和,即为估算的县水平的生产力。

土地利用的种类及其每一地类在每一县的面积由州或联邦的资料来源所确定。1964 农业普查(美国调查局, 1967) 是纽约-马萨诸塞州分布图的主要资料来源,而作物报告局则是北卡罗来纳州和田纳西州分布图的主要资料来源,北卡罗来纳和威斯康星州的森林收获量是根据已发表的关于立木净年生长量记录为依据的(圆柱材和锯材的增长量加上径级生长量减去由于死亡而失去的产量)。这些资料已经由美国林业局在各州的 CFI 计划所收集。在某些州(例如威斯康星州)中按树种计算收获量,而在另一些州(例如北卡罗来纳州)中则按森林类型计算收获量。

在威斯康星和田纳西州生产力分布图方面未发表的统计资料是关于水湿地和水域,城市区域及道路用地还有各式各样的开阔地(如撂荒地、无立木地,农庄和县的各种道路)的生产量。因而必须依赖于一定数量的生态学研究的间接证据(Stearns 等, 1971; DeSelm 等, 1971)。

生产力分布图的一个重要结果是如何将农作物收获量和森林

蓄积的年生长量转换为一种与各地类有关而又较为完整的净第一性生产量的蓄积，其中有将收获量的许多单位转换为收获量重的问题，如蒲式耳(Bushel)。收获量数字中并不包括不能收获或无经济意义的生产量组成成份，这在目前还是一个近似值。对农作物来说，不能收割的植物生物量，如谷物的根系、梗秆、外壳和叶，以及在生长季节内所失去的成分都必须计算在内。对森林而言，生长着的根、商品材的未利用部分、枝条和叶以及非商品林木的死亡个体或死亡部分(如打枝和根的脱落部分)；和草类及森林下木等所有这一切都必须计入到森林蓄积的净年生长量中。

以下将详细引证对北卡罗来纳州的研究如何确定小麦的转换系数(Whigham 和 Lieth, 1971)，同样的逻辑曾用于其它作物和其它各州，只是在所有情形下应将数值作一定的校正：

现存数据是按每英亩蒲式耳计算的收获量(蒲式耳/英亩)，每蒲式耳小麦约重 60 磅(lb)；将蒲式耳/英亩数据先乘以 60 转换为以磅/英亩为单位的收获量，最后将磅/英亩转换为吨/公顷，公式为

$$\frac{\text{收获量(磅/英亩)}}{892.2} = \text{收获量(吨/公顷)或(100 克/米}^2\text{)}$$

收获率(吨/公顷)用一个转换系数  $\left( \frac{\text{总植物生产量}}{\text{植物收获量}} \right)$  就可以成

为总植物生产率，水分含量(12%)的校正率是(2.42)，它则成为(2.13)，所以收获率  $\times 2.13 =$  校正的生产率。全县总的小麦生产量就可以用校正生产率乘以全县小麦种植的公顷数(即每公顷小麦吨数乘以公顷数 = 小麦吨数)。

类似的方法可以将森林年生长量转换为立木蓄积量并用每英亩层积或每英亩立方英尺所表示的每公顷生产量的乾重数。关于将收获量转换为总生产力和各县的估计生产量的详细资料见本书第 6 章。

利用转换系数将作物、森林、城市、各种用地、水域等地类的收获量转换为生产量的过程如表 7-4 所示。除乾草以外的所有情况下，经济产量绝不大于总生产量的 50%，也就是说，转换系数为



2.0 或大于 2.0。城市面积、各种用地和水域的生产量是作为一个县的乾草生产量的一部分来计算的,或者设为一个恒定值,表 7-4 中脚注(c)的情形除外。转换系数的选择对于估计第一性生产量的精度是严格的。由于四个组在生产力分布图的这一结果上的协同合作,因此这些实验的转换系数具有相似性是不足为奇的。转换系数的主要结果在于估计总生产量,此外作为总生产量的每一部分同样地可以应用于各种具体目的。

不考虑各种不确定性,仅从生产力分布图即可取得二种类型的实际资料。第一种类型是在各州所选的作物的第一性生产量的差异。对于每一个州,表 7-5 说明对于所选各种地类和全部土地利用的平均值有最大和最小生产力的县的生产力值,例如在纽约-马萨诸塞分布图中(马萨诸塞州的 Franklin 县)最低谷物生产力县的平均谷物生产量是 260 克/米<sup>2</sup>/年。纽约州的 Chautauqua 县则具有最高谷物生产力,平均谷物生产量是 590 克/米<sup>2</sup>/年。应该指出,除田纳西州外,在农业和林业的生产量之间并无悬殊的差异。根据以前所讨论的,由 CFI 样地资料计算的田纳西州森林生产量较高,可能是由于在北卡罗来纳和威斯康星州对森林确定的原始转换系数要比实际生产力较高的田纳西州森林的转换系数较为保守的缘故。

另一个具有意义的比较是地类生产量的等级,这已在针对田纳西州的表 7-6 中所示。以森林的等级为最高,这可能是因为森林生产量的测定较为精密(但仍不够全面)。条播作物之所以能与森林生产量接近是因为投入了较多的经营管理费。对于城市用地所计算的生产量为 110 克/米<sup>2</sup>/年可能是非常保守的。在威斯康星州的 Madison 县对一居住景观的研究中,其地上部分生产量竟超过与之相邻的林地植被所覆盖的单位面积的生产量(可能是由于施肥、补充灌溉和减少了竞争的结果),并且将路面和住宅计入在内才达到相等(Lawson 等,1972)。如果城市植被和自然植被是同样精密地测算,这个结果一般可能是对的(当然城市中心例外)。

**表 7-4 应用于生产力分布图并将抽样的农作物、森林蓄积收获量转换为净第一性生产力干重量的转换因子值<sup>a)</sup>**

覆盖类型	纽约- 马萨诸塞	威斯康星	田 纳 西	北卡罗来纳
玉米(谷类)	2.14	2.12	3.68	2.03
小粒作物	2.32	2.45	3.46	2.64
干草	1.12	1.48	1.48	1.12
森林:				
松树	—	3.5	—	2.0
山杨,白蜡树	—	3.0	—	2.0
城市	—	160 克/米 <sup>2</sup> /年	0.33×干草生产量	25 克/米 <sup>2</sup> /年
旷地	—	其它地类平均值	0.5×干草生产量	0.6×干草生产量
水域	—	12 克/米 <sup>2</sup> /年 <sup>b)</sup> 62 克/米 <sup>2</sup> /年 <sup>d)</sup>	213—841 克/米 <sup>2</sup> /年 <sup>c)</sup>	500 克/米 <sup>2</sup> /年

a) (第一性生产力=转换系数×收获量干重)

对城市、旷地、水-陆用地类的转换因子和常数。

b) 衍生带的北部 (Curtis, 1959)。

c) 根据由 M. P. Taylor (未刊稿) 的 TVA 水库样地测定的生产量, 田纳西州, Norris, TVA 环境生物部。

d) 衍生带的南部。

**表 7-5 对于所选植被的第一性生产力的等级(干重, 克/米<sup>2</sup>/年)**

州	玉 米		小粒作物		干 草		森 林		平 均	
	低 <sup>a)</sup>	高 <sup>b)</sup>	低	高	低	高	低	高	低	高
纽约-马萨诸塞	260	590	120	580	280	580	—	—	230	800
威斯康星	280	1260	360	670	590	1340	220	490	230	800
田纳西	660	910	220	560	300	510	720 <sup>c)</sup>	1050 <sup>c)</sup>	420	900
北卡罗来纳	490	1080	260	810	250	450	100 <sup>d)</sup> 765 <sup>e)</sup>	430 <sup>d)</sup> 1500 <sup>e)</sup>	150	500

a) 具有最低生产量县的生产量。

b) 具有最高生产量县的生产量。

c) 根据 TVA 的样地资料。

d) 根据林业局统计资料, Whigham 和 Lieth (1971)。

e) 根据造林调查资料; 见表 6-4。

表 7-6 田纳西州各县不同地类的第一性生产量的中位值和范围  
(干重,克/米<sup>2</sup>/年)

地 类	生 产 力		
	低	中	高
森 林	720	900	1050
农业条播作物	660	750	920
干草作物	300	400	510
小粒作物	220	390	560
草 原	200	250	300
城 市	80	110	190
旷 地	120	160	280
湖泊和河流	220	560	900

## 生产力与环境相关

气象记载成为地区生产力问题有关资料的另一个广阔来源。农业和自然植被的多种模式可来自农艺师、林学家、气象学家与生态学家(见 Chang, 1968a; Lowry, 1969; Munn, 1970)的工作。从而选择模式的任务应满足地区生态系统生产力分析的需要。其中有(1)所需的气象资料必须对大量而质量相同的气象站有用;(2)模型应因地区内不同植物群落而得出生产量,并不限于单一的作物或植物种;(3)模型应反映具体范围内生产量的主要变化,例如各州的 R3 地区之间年生产量的差异。

大多数模型与一定数量的物种有关(例如 Currie 和 Peterson, 1968; Zahner 和 Stage, 1966; Albrecht, 1971);并依赖于高度分离的数据(Dewit 1958; Monteith, 1965);不计能量或湿度来源的季节性,这对于地区间的比较是很重要的(如 Drozdov, 1971; Lieth, 1971b);或者是假定能量或湿度在任何气候条件下均能予以充分供应(如 Chang, 1968b, 1970)。

把水分平衡要素与生产量联系起来的模型,通常应联系实际蒸散量,但有时却缺少了,这些问题应避免。水份平衡是水分在能



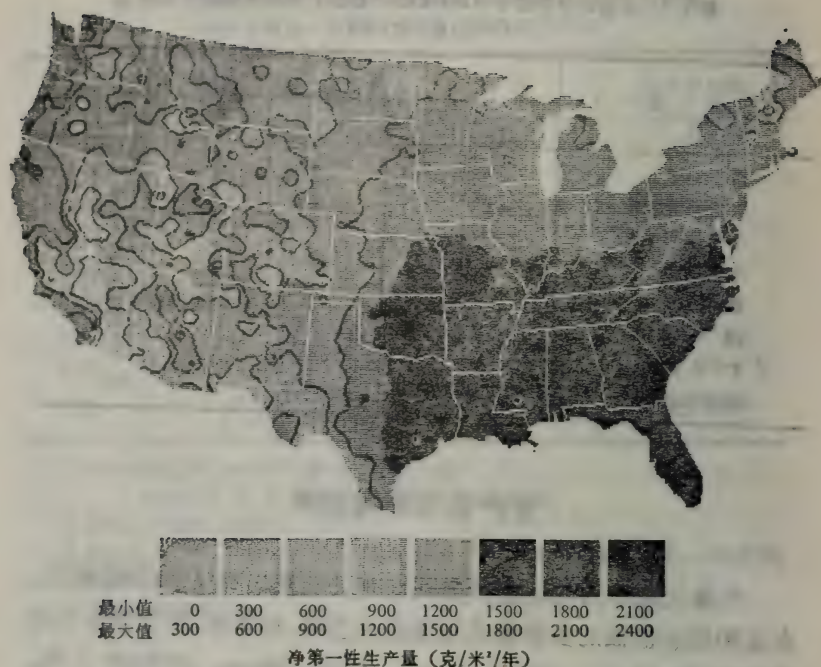


图 7-2 根据 C. W. Thornthwaite 模型,由 Lieth 和 Box 所发展的美国平均年净第一性生产量图,其平均年水份平衡是根据 C. W. Thornthwaite 的计算

量负荷中对于降水和土壤水份有效利用的对比,作为相应的估计需要量的一种概算方案。所考虑的时期可以从一天到一个月不等。已经设计了许多水份平衡图式,其中最简单的只要求具备气温与降水量资料,气象站地理座标和所测定的或假定的根区蓄水容量 (Thornthwaite 和 Mather, 1957)。

实际的蒸散量已经与农作物产量 (Arkley 和 Ulrich, 1962; Arkley, 1963),林木的直径生长量 (Zahner 和 Stage, 1966; Zahner 和 Donnelly, 1967; Manogaran, 1972)相联系,也与生态系统的净第一性生产量相联系 (Rosenzweig, 1968; Lieth 和 Box, 1972)。美国的第一性生产量图是用 Lieth-Box 和 Rosenzweig 模型发展而



图 7-3 根据 M. L. Rosenzweig 模型所形成的美国平均年净第一性生产量图, 平均水份平衡则根据 C. W. Thornthwaite 的同事们的计算而确定

来的,如图 7-2 和 7-3 所示。这两个模型具有大体相同的逻辑;都认为第一性生产量是实际蒸散量的一个函数。但是在测定净第一性生产量资料集和所依据的实际蒸散量资料集之间以及生产量对蒸散量的相关关系的选择上是存在差别的。这方面已有详细讨论(Lieth 和 Box, 1972, 见本书第 6 章), 对于方法的一般说明将澄清两张图之间的差异。

每一模型均将第一性生产量的测定值作为资料集, Lieth 和 Box 用了来自北美、南美、欧亚大陆和非洲的大约 50 个地上和地下部分生产量数值。而 Rasenzweig 的 25 个地上部分生产量值资料集大部分来自田纳西州的大烟山区(15 个点来自 Whittaker, 1966),

其它来自沙漠、草地、冻原和热带林。每一资料集中最大的净第一性生产量约为 2900 克/米<sup>2</sup>/年, 蒸散量值在 Rosenzweig 模型中是根据 Thornthwaite 方法, 由已发表的水份概算值而计算的 (C. W. Thornthwaite Associates, 1964)。在 Lieth-Box 模型中的蒸散量则是从年有效蒸散量图 (比例尺 1:30,000,000) (Geiger, 1965) 并按生产量资料集对每一一定立地条件均估计其蒸散量值而来。

每一模型均用最小二乘法对资料集拟合一条曲线。Rosenzweig 的模型是变量对数值的线性回归, 而 Lieth-Box 模型则是以 3000 克/米<sup>2</sup>/年为渐近线的一条饱和状态曲线, 其方程式分别为

$$NPP(\text{地上部分}) = 0.0219E^{1.66} (\text{Rosenzweig})$$

$$NPP(\text{总计}) = 3000[1 - e^{-0.000995(E-20)}] (\text{Lieth-Box})$$

式中  $NPP$  是净第一性生产量 (克/米<sup>2</sup>/年),  $E$  是实际蒸散量值 (毫米/年)。

图 7-2、7-3 中的地图是用这二个方程式和共同的蒸散量作资料库而绘制的, 而蒸散量则根据 Thornthwaite 方法并用约 1100 个气象站的年平均水份概算值而计算的。两张图在生产量方面具有相似的趋势: 在整个美国东南部取极大值, 而中部山区之西侧取极小值、估计值在南阿巴拉契亚山区最相似, 而不同地区其生产量则有高有低。

蒸散量资料集对于这两张图的应用和每一模型的逻辑性就足以说明它们之间的差别, 对 Geiger 图的简短评述指出, 用 Thornthwaite 估计的蒸散量值在美国东部较高于 Geiger 图上相应值。对蒸散量过高估计的调整 (从长远的观点而言是适用于 Lieth-Box 模型的) 就必须降低 Lieth-Box 生产量估计值。Rosenzweig 的资料库只考虑到地上部分生产量。为了使这二种模型具有相同地段组成的生产量估计值, 就应该增加 Rosenzweig 的估计值或降低 Lieth-Box 的估计值。

图 7-3 中 (Rosenzweig 模型) 北佐治亚和佛罗里达州狭长地区之间在净第一性生产量上的显著增长并未在图 7-2 中 (Lieth-Box 模型) 表现出来, 这正足以证明这两种模型间的主要差异。Rosenz-



weig 所应用的生产量值的资料集对一定的蒸散量而言,一般较 Lieth-Box 的为保守。Rosenzweig 认为第一性生产量是蒸散量的一个幂函数,随着蒸散量的增加,生产量的增加并不受到限制,反之, Lieth-Box 模型是一条饱和状态曲线,其生产量值的上限为 3000 克/米<sup>2</sup>/年。用 Rosenzweig 资料对其它曲线进行的检验表明,对变量取对数值的线性回归与生产量对蒸散量的简单线性回归具有同样的相关系数( $r = 0.95$ )。对于以 3000 克/米<sup>2</sup>/年为渐近线的数理逻辑(logistic)曲线而言,则最小二乘方的拟合优度明显地下降,其它曲线形式用 Lieth-Box 资料集拟合时,在拟合优度上可能有一定程度的下降。

Lieth-Box (1972) 证明他们在地段上应用饱和状态曲线是能满足 Mitscherlich 收获量法则的。对其它曲线则需要有一个第一性生产量的上限。Stanhill(1960), Black(1966) 和 Chang(1968b) 指出在农作物、草地、森林的总光合量中当水分有足够供应时呼吸作用所摄取的部分是随着温度的升高而增加的。Drozdov (1971) 模型的第一性生产量在湿润或比较湿润的环境中成为净辐射量的一个饱和曲线函数。在 Lieth-Box 模型中生态学的推理显然较 Rosenzweig 模型更为优越。用蒸散量和一定的曲线型式所联系的生产量值似乎是随着较多的生产量测定与净光合量的生理学研究而改变,并为植物与环境在生产量方面的各种相关性提供了更进一步的洞察能力。

## 讨 论

地区生产量的研究应具有二个目的,即每一项研究方法和结果的可靠性,如作为推论,则应有不同研究结果的一致性。IBP 的地方生态系统分析计划在这个目标上已取得了可观的进步。但地区生产量研究方法和结果的讨论仍只有很小的可靠性,许多结果的比较可以说明这一点。

Lieth-Box 生产量图表明田纳西州的生产量从 1500 到 1800

克/米<sup>2</sup>/年;表 7-6 中对田纳西州的总结表明,根据 CFI 资料所计算的森林生产量是 720—1050 克/米<sup>2</sup>/年;农业生产量对条播作物是 660—920 克/米<sup>2</sup>/年,乾草是 300—510 克/米<sup>2</sup>/年。与此相矛盾的是,在 Lieth-Box 图中威斯康星州的生产量是 1200—1500 克/米<sup>2</sup>/年,而表 7-5 列举的森林生产量是 220—490 克/米<sup>2</sup>/年,玉米生产量是 280—1260 克/米<sup>2</sup>/年,乾草生产量是 590—1340 克/米<sup>2</sup>/年。田纳西州的趋势是: Lieth-Box > 森林 ≥ 条播作物 > 草地;而威斯康星州的趋势则是: Lieth-Box ≥ 乾草 ≥ 玉米 ≥ 森林。这个顺序确实表示了这些地类在田纳西州和威斯康星州的绝对和相对生产量方面的实际差异吗?或者表明了方法的不精确性吗?威斯康星州的森林生产量值在大烟山区 (Great Smoky Mountains) 东部森林中的生产量估计值是相当低的,其中某些森林处于较凉的山地气候 (Whittaker, 1966)。对此并不能作出确切而肯定的回答,然而在这种大小顺序上的不确定性却指出了进一步研究的某些课题,它们是

1. Lieth-Box 模型一贯取高值的理由: 用 Lieth-Box 资料集表示的每一地区好比是有一个由地形和土壤多样性以及演替和地类模式所形成的生产力谱 (Spectrum of Productivity), 每一研究地段在该谱中的位置是未知的, 我的推测是: 那些蓄积量很低或交通极端不便的和受干扰的林分均未计入。而 Lieth-Box 模型在一地区中的生产力是代表交通方便、立地条件优越的高蓄积量林分。在一个地区要澄清有关问题, 可利用 CFI 和农业普查计划的抽样资料借以证实是否用 Lieth-Box 模型或其它模型能定出其最大生产量, 而最大生产量又是由日益精确的其它方法来使它逐渐达到, 或者是作为具有某种特殊重要意义的地区生产量的指标。

2. 各州的土地利用种类的生产量顺序转变的理由: 这些转变可能是由于生产量实际差异的结果或者是方法造成的, 尤其是转换因子, 常数和用 CFI 和农业普查资料进行外推时所惯于应用的假设。这些地类上的可靠性对每一种方法均已进行研究, 而在较大范围内对各种景观的生产量的研究—农业用地, 城市和已开发林地—将促使我们

去发现新的方法,借以阐述人类和环境能量对于生产量相互影响的复杂性。

3. 在年生产量,物候生产量以及演替变化和地类变化所引起的生产量变化趋势的各种相关性: 虽然图 7-1 同样适用于物候生产量和演替生产量,但年生产量在地区生产量研究中已着重进行了讨论。年生产量是植物群落地段组分的生产量与物候相生产量之总和。物候生产量与年生产量的精确测定将在彼此间产生影响,而年(或物候)生产量在几年或几十年内的改变就成为演替生产量。对这些较短期或较长期过程的进一步重视将是澄清地区研究中生产量动态的适宜途径。

4. 第一性生产量与环境之间的关系: 对地区生产量空间-时间体系的一种含义就是应用各种各样的空-时模型,每一种模型均可表达一定空时范围内生产量的明显的环境效应。在 Lieth-Box 模型中的自变量(实际蒸散量)说明了降水量和太阳能相互作用的广阔地区模式,并不考虑由于局部的土壤与地形变化而改变了蒸散量。在 IBP 研究具体的生态系统过程时,则强调需要在地方范围内考虑生产力与环境的相关模型。在 IBP 的地方生态系统分析计划的集约研究中可以很好地提供新的大量资料,这就有利于澄清各地方的生产量关系和增进地区生产量研究的稳定性。

【陈华豪译】



... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...

... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...

... (faint text) ...

... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...

... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...  
... (faint text) ...

## 第三篇

# 全球生产力格局

地球的第一性生产量是本书的首要问题。它的评价是全世界生态研究组精心工作的结果。一般说来,对生产力的研究在陆地和水域生态系统各有不同的重点。在水域生态系统中,从海洋到湖泊和河川,生产量问题是不同的。因此本书的水域部分对海洋和淡水生态系统是分别处理的。虽然海洋覆盖着约70%的地球表面,它们对世界生产量的贡献却比陆地群落小得多。海洋群落在结构、营养物关系和适当的研究方法方面都和陆地群落有很大的区别。公海的浮游生物群落在其生产力和其他特征的范围比陆地群落或淡水群落的变化较小(第8章)。

世界淡水水域仅仅覆盖着陆地总面积的一小部分。因此,它们对地球第一性生产量的贡献是非常有限的。然而,人类与作为食物来源的淡水水域生产力有关系,人类也关心这些水域因过度施肥而造成人为的富营养化。半咸水和内陆咸水水域在本卷中并未单独涉及。海岸线区域(陆地和海洋的“界面”)包括作为人类主要食用鱼种来源的高产而又重要的群落。内陆咸水水域(某些是高产的,但产鱼不多)以及淡水生态系统是在本篇论述的(第9章)。

陆地生态系统在第10章内论述,本章比较和概括了全世界陆地生态系统的生产量。对陆地生产力的理解迅速增长着,当本书付印的时候正在准备新的总结。虽然不能期望最近的工作对世界温带生态系统的计算作出显著的变更,对热带地区却可能需要校正。因此,本书的内容包括现代对热带生态系统生产力的评价(第11章)。

希望本篇的四个部分尽可能接近目前地球的实际生产模式。无论如何我们希望目前对生产力广泛研究的总结能够在我们对地球第一性生产量的知识中留下一个基准。

【肖前柱译】



## 第8章 海洋生态系统的第一性生产力

John S. Bunt

在现代生产条件下,海洋每年产鱼约六千万吨,而且最近一直到1969年捕捞量还在稳定上升。这种收获强度能维持下去吗?能提高吗?要回答这些问题,就需要对海洋第一性生产量的可靠知识。本章讨论海洋生产量的估计及其困难和不肯定性。

### 海洋环境及其植物种群

海洋总面积约  $367 \times 10^6$  平方公里,占地球表面的70%稍多一点。平均深度大约4000米,只有被照明的表层能维持植物生长。然而这种生产层在特性上有显著变化。它包含多种多样的生境,例如极地积冰、浅暖水域或红树镶边的热带河湾的沉积层、海浪拍岸的潮汐带、珊瑚礁和海藻层,以及沿岸水域、一片汪洋的公海以及有下层富营养水上涌的海域。

作为维持生命的环境,海洋在其流动性和不稳定性、透明度、维持植物营养的有限能力以及相对的热稳定性方面,同陆地根本不同。只有能接受太阳辐射的海洋沉积层和硬基底在某些方面可以和大气下植被相比拟。太阳辐射的入射量随纬度和季节而变,而综合因素影响光射入海洋。对于浮游植物种群,水的稳定性和营养物状况对生产力有比较关键性的作用,这些因素还具有随纬度而变的相互关系。在某些地区的热成层性(thermal stratification),温暖而密度较小的表层水在较冷而密度较大的深层水之上,基本上制止了表层和深层间水的局部运动。下沉的有机体及其尸体给在下面生长的植物带来了所需的营养物;当水呈现成层化时,这些营养物在有光的表层水内逐渐消耗殆尽。热成层性以及随后

表层营养物的贫乏,在热带最为显著。在温带水域中,成层现象是典型季节性的——在夏季月分中最显著并将营养物质全部耗尽。极地水域的成层性是微弱而暂时的。在坚冰和积冰地段,冰层本身有效地保护冰内藻类细胞免于下沉。

在海洋的广阔流体空间内,大量的光合作用是由微小的藻类进行的,它们是简单的但往往是特别美丽的,是在分类上和代谢上多种多样的浮游植物。藻类的亲缘种生活在沉积物上和各种各样其它物体表面上,包括作为真正外来生境的鲸皮上。通常生长迅速的常见海藻在潮汐带是突出的,并且可能伸展到潮汐带以下某种深度的有光照的基底上,特别是在高度透明的热带水域中。有限的被子植物类群对特殊生境的生产力是重要的。

## 第一性生产力的测定

原则上,根据观察到的环境中参予光合作用的任何原料浓度的变化来测定第一性生产力应当是可能的。一度流行的这种方法,以主要营养物或溶解氧为中心,目前很少应用,因为以足够的精密度测定水流的影响是不实际的。浮游生物生产力通常是用小量密闭样品内浮游生物细胞和水之间呼吸气体( $O_2$  和  $CO_2$ )的交换来测定的。对底栖有机物有时可用比较的方法,虽然对这些生物测定其随时间变化的生物量较为方便。但没有一种技术是没有困难或没有一种技术是可靠的。

按照 Strickland (1965) 的意见, Winkler 方法能可靠地测定至少至 0.02 毫升/升的溶解氧的变化。对于体积合理的样品,以及对于可接受的短培养期,这种灵敏度水平只能在特别高产的水域中提供有价值的数据。Winkler 分析并不能连续观察变化的  $O_2$  浓度。氧电极能提供这种信息,但是在大多数情况下,如果要读出瞬时率,则有机体的非自然集中是必要的。光照条件下水内氧的释放量表明了净光合作用活动性。总生产力在传统上是以黑暗中水内氧脱除率加光照下水内氧增长率来估计的。如 Jackson 和 Volk

(1970)在评论中所说明的那样,这种实践是不能接受的。而且,关于氧交换的数据是难以解释的,除非关于光合商有可用的可靠信息。

在较低产的水域中,测定光合作用活动量所需要的灵敏度是通过重碳酸盐所供应的放射性碳的组合而完成的。这种方法是由 Steemann Nielsen (1952) 引入海洋学的,而且现在是全世界生产力常规研究中选用的方法。非常简短的说明是,这种技术要求在曾经加了定量  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  的瓶子或透明容器内培养含浮游生物的海水样品。浮游植物细胞摄取被标记的  $^{14}\text{CO}_2$ , 它们在光合作用中将放射性  $^{14}\text{C}$  结合成有机化合物。随后,浮游生物细胞和其它颗粒状物质经过滤(或任何其它的相应程序)而被发现。由金属片或液体闪烁计数确定的样品放射性,表明光合作用中放射性碳的摄取量。这是没有被普遍接受的方法,但是 Strickland 和 Parsons (1965)详细叙述了浮游生物分析技术。沉积物和大型植物光合作用的测定不能通过任何单一的程序来承担。发生问题的类型以及某些解决办法在联合国教科文组织第三本《海洋学研究方法专论》(Anon, 1973)中叙述,亦参见第3章。

各种各样的困难加重了以  $\text{O}_2$  交换和  $^{14}\text{C}$  固定为根据的这种过程对光合作用率数据解释和外推的负担。一个时期热烈争论的关于  $^{14}\text{C}$  摄入量是作出净光合作用或总光合作用的量度或某种居间值的问题始终没有得到解决。例如 Ryther (1956) 和 Steemann Nielsen 以及 Hansen (1959) 等所提倡的所有早期的论点都是部分地以光照下暗呼吸维持不变为依据的。然而 Bunt (1965) 提出了证据,暗呼吸在光照下部分或全部被抑止,而 Jackson 和 Volk (1970)评述的某些报道也支持这一发现。与光呼吸相联系的过程正吸引着广泛的兴趣,特别是在作物生理学家中间。关于海洋这个课题曾经是相当受忽视的,虽然 1973 年 R/V Alpha Helix 对大堡礁 (Great Barrier Reef) 的探险完全是专门研究这一课题的。但这些研究结果尚未问世。

在测定海洋第一性生产力方面,更大的复杂性集中于这一事



实：暴露在  $^{14}\text{CO}_2$  中的藻类通常向周围的介质分泌某些已标记的光合作用产物。Sieburth 和 Jensen (1969) 报道，海带 (*Fucus vesiculosus*) 的渗出量可达所固定碳的 40%。Thomas (1971) 曾经发现，就象总光合作用固定的百分率那样，分泌量是按离岸方向递增的，从佐治亚河湾的 7% 到近岸水域的大约 13%，而在西马尾藻海 (Western Sargasso Sea) 竟达 44%。虽然河湾的释氧率是低的，河湾浮游植物的绝对分泌量却高达 40 毫克碳/米<sup>3</sup>/天。这些发现对于以后的讨论将是重要的。

以短期暴露于放射性碳的小量样品所获得的数据在时间和空间上的外推充其量也是不肯定的。既有技术上的原因也有生物学的原因。光合作用活动性白昼期间不是恒定的，而且可以随水柱中不同水平上遮荫适应程度而变化。而且，连续培养几小时以上往往是不实际的和可能在生物学上是不妥当的。广大面积的调查活动通常可防止一定的重复。作为进一步的妥协，往往必须测定船上培养器在人工光照条件下的碳固定。在可能的时候这些是在一定范围的光强度条件下运转的，测定或估定水柱内消光系数作为估计不同深度生产量的基础。船上培养器的运转通常是以海水入口处温度为依据的；但在水柱内有显著温度梯度的地区是不适宜的。

原则上，理想的是在水柱中进行原位培养，在不同深度、温度和光强度下对瓶装海水和浮游生物的光合作用进行测量。对于调查广大地区的研究船只，这通常不是轻易能办到的。水样的升降和浮游植物被封闭起来保持在固定深度上造成了更多的问题，因为自然群落可能是永恒运动的。在底栖研究中可能未出现这些问题。然而，附生藻类营养需要的满足，可能部分地有赖于水的恒定运动：无论将样品封闭多少时间都将干扰它们的代谢活动。

陆地上净第一性生产力可以用期末或分期收获植物生长的方法直接测定。收获法能够用于海洋环境中的附生藻类和维管束植物，例如大草藻 (*Thalassia testudinum*)。如果收获能够与自然生长

周期重合或者新物质的生产和旧物质的丧失能够不干扰现有量而用标志估计,则这种策略是最可靠的(Mann, 1972, 1973)。这种测定可能是做不到的,如果是做得到的,则可能是未考虑采食效应和溶解有机物在水内的损失(或对溶解有机物的可能摄入)。

面临这样多的困难,许多研究人员曾经试图列出由少数容易测定的变量来估计第一性生产量的方法是不足为奇的。为了满足要求,Strickland (1965) 讨论过的类型的经验方程式,必须具有实质性的而又往往是基于简略的假设。例如,通常假定浮游植物在水柱内均匀分布并且承认光合作用对光强度有一条标准反应曲线。Steele (1969) 曾经讨论过与模拟水域生产力有联系的某些困难。图 8-1 是 H. Leith 提出的现代全球模型,它显示了世界海洋生产力的一般分布。

## 生产力的决定因子

陆地上控制植物生长的环境特点是了解得很清楚的,并且能够以显著的成功率加以控制和操纵。海洋的第一性生产者具有同样的基本要求,甚至于海洋环境造成了陆地上通常未发生的特殊困难。浮游植物群落的某些主要要求虽然是明显的,在实验室内为满足任何一定野生浮游植物种的要求所作的长期不断的努力(见 Provasoli 等,1957; Hutner 和 Provasoli, 1964)并未得到突出的成功。

除了夜间(向两极而季节性地延长并且因海冰而更为延长)的明显例外,海洋上层的光合作用不一定受光照的限制。然而,接近水面的植物可能暴露在超最适(supraoptimal)光强度条件下,反之对于处于亚最适强度条件表层下的植物几乎不可能生长。光的质量随深度而变化可能也是重要的,特别是如果有效的利用要求特定的波长组合。光强度和光谱质量随深度而变化的方式是复杂的;它部分地有赖于水柱中溶解的活的和死的有机物以及无机物的浓度和性质。通常认为光照带(photic zone)伸展到光强度降

低为表面值1%的深度。1%水平不应当过分地按字面理解,因为已经证明,在非常低的强度下仍有因光合作用的生长。例如 Bunt (1968)曾测得南极硅藻在光强度低达  $0.0002\text{ly}^*/\text{分}$  时的生长。

对影响生产力的其它因素的简短考虑如下。通常看来温度不是控制生产力的主要因素。在广泛而分离的纬度上曾经获得了幅度上可资比较的变率。然而, Bunt 和 Lee (1970) 在南极海冰中收集的资料, 构成了极端条件下限制的例子。范围广泛的有机物质以及无机物和代谢物均能影响海洋藻类的生长。包括维生素在内的某些有机物质, 对某几种藻类是必需的; 另一些不是必需的而是刺激性的; 还有一些是有毒的或抑制性的。Provasoli (1963) 对这个课题已经准备了极好的说明。至少应当提到的生产力的另一个决定因素是采食 (如 McAllister, 1970)。我们也认识到在河湾内控制影响的多样性和复杂性 (Woodwell 等, 1973)。

无论有机物质对藻类有什么作用, 很明显, 海洋与陆地相比, 主要无机营养物(氮和磷)的贮备通常是有限或几乎不存在。往往认为大部分洋面上的有效磷的供应是比较关键性的; 但是在某些区域内, 氮和磷都可能是限制性的; 而在沿岸水域中, 氮可能起主要控制作用。已知各种各样微量元素对藻类生长是必需的, 但是必需的可能是这些物质的状态而不是它们起控制作用时的浓度。应当强调指出, 关于海洋藻类对无机营养需要量和营养物摄入动力学的专门报告是很有限的。而且, 根据许多人的研究成果 (如 Eppley 等, 1969), 藻类营养生理显然是复杂的。海洋中营养限制量这一课题近来已有许多作者加以考虑, 包括 Dugdale (1967), Barber 等 (1972), MacIsaac 和 Dugdale (1969), Eppley 和 Strickland (1968) 以及 Ryther 和 Dunstan (1971) 关于污染的文章。

浮游植物细胞之暴露于光、营养物以及可接受的温度(它们的综合作用有利于最适生产力)有赖于水柱的流体动力学特点以及藻类细胞的特征, 这种特征能够使它们保持悬浮状态或至少仅缓

---

\*  $\text{ly}$  为光强度单位, 其值  $0.0002$  接近紫外线的边缘, 意味着其热量值极低。——译者注



慢下沉。最高产的是营养物丰富的深层上涌并在表层散开的某些区域；最低产的是表面成层性十分稳定以至营养物被耗尽而又得不到补充的某些区域。Smayda (1970) 曾经颇为详尽地考察了悬浮的生物学问题，而关于水的稳定性和上涌问题有一份古老而详尽的文献(参见 Ryther, 1963; Redfield 等, 1963)。国际海洋十年勘探(The International Decade of Ocean Exploration, IDOE)主持下的现行计划对上涌现象是极为关心的。

### 生产力的观察值

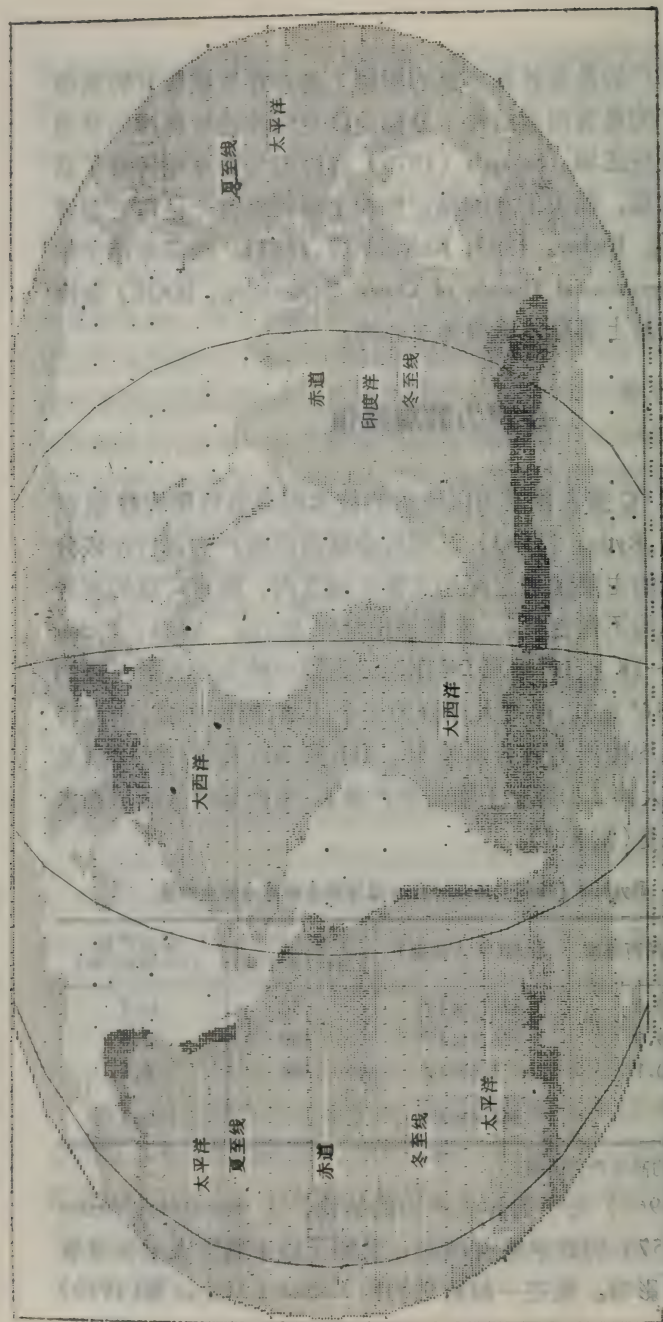
考虑到由  $^{14}\text{C}$  摄入量或可以比拟的技术而得出可用的数据以及它们的缺点, Ryther (1963) 试图对全球海洋生产力进行比较分析。在所考虑的主要区域之间和主要区域之内, 既有广泛的变异性又有实质上的不肯定性。未能提出全球总计。后来, Ryther (1969) 把  $15-18 \times 10^9$  吨碳/年作为公海第一性生产量最可能的水平(1 吨 =  $10^6$  克)。他把大洋分为三个区域, 提出公海、沿岸带和上涌区的平均生产力值分别为 50, 100 和 300 克碳/米<sup>2</sup>/年(见表 8-1; 乘以大约 2.2 等于干物质生产量)。生产量较低区域在大部分海洋占优势(图 8-1)。

表 8-1 Ryther (1969) 所估计的全球浮游生物第一性生产量

区 域	占海洋百分率	面积(平方公里)	平均生产力 (克碳/米 <sup>2</sup> /年)	总生产量 ( $10^9$ 吨碳/年)
公海	90.0	$326.0 \times 10^6$	50	16.3
沿岸带 <sup>a)</sup>	9.9	$36.0 \times 10^6$	100	3.6
上涌区	0.1	$3.6 \times 10^6$	300	0.1
合计:		$362.4 \times 10^6$		20.0

a) 包括离岸的高生产力区域。

Ryther (1969) 关于海洋生产力的结论, 比 Steemann Nielsen 和 Jensen (1957) 的数字略有增加, 受到了后来俄国人准备发表的大量数据的影响。现在一般可用的由 Koblentz-Mishke 等(1970)



$<50$     50    100    200    400    400  $< \text{克/米}^2$

图 8-1 海洋净第一性生产力模式。分布是按干物质克/米<sup>2</sup>/年制图的, 地图(利用表 13-5 的平均水平)得出世界总  
 生产量总和为  $41.6 \times 10^9$  吨/年。这比表 8-2 得出的值约小 20%。这种矛盾部分由于表 8-2 的海洋面积比表 13-5  
 的大 2%, 部分由于表 8-2 采用由 Koblenz-Mishke 等提出的较高平均值, 而本图是按 Box (表 13-5) 计算的。本

图由北卡罗来纳大学研究生作为学期论文而绘制的

表 8-2 Koblentz-Mishke 等(1970) 所估计的  
全球浮游生物第一性生产量

水域类型	第一性生产力水平 (毫克碳/米 <sup>2</sup> /天)		各大洋中各类型水域的面积			世界海洋各 类型水域年 生产量总计 (10 <sup>9</sup> 吨碳/年)
	平均值	变动范围	面积 <sup>a)</sup> × 10 <sup>3</sup> 平方公里	世界大洋 (%)		
亚热带恒盐区域 中心部分的寡营 养水域	70	<100	PO	90,105	24.6	3.79
			IO	19,599	5.3	
			AO	30,624	8.3	
			OW	8,000	2.2	
			WO	148,329	40.4	
亚热带和亚极地带 之间的过渡水域; 赤道辐散区的末端	140	100—150	PO	33,357	9.1	4.22
			IO	23,750	6.5	
			AO	22,688	6.2	
			OW	3,051	0.8	
			WO	82,847	22.6	
赤道辐散区海域 和亚极地带海域	200	150—250	PO	31,319	8.5	6.31
			IO	18,886	5.2	
			AO	32,650	8.9	
			OW	3,642	1.0	
			WO	86,498	23.6	
近岸水域	340	250—500	PO	10,422	2.8	4.80
			IO	7,944	2.2	
			AO	14,183	3.9	
			OW	6,184	1.7	
			WO	38,735	10.6	
近岸浅水海域	1000	>500	PO	243	0.07	3.90
			IO	5,289	1.4	
			AO	2,717	0.74	
			OW	2,433	0.66	
			WO	10,683	2.9	
所有海域合计:			WO	367,092	100	23 × 10 <sup>9</sup> 吨碳/年

a) PO, 太平洋; IO, 印度洋; AO, 大西洋; OW, 其它海域 (北冰洋、印度尼西亚海、地中海、黑海、亚速海、白海、鄂霍次克海、白令海、日本海、中国海、黄海); WO, 全世界海洋合计值。



表 8-3 在底栖生境中实验测定的第一性生产率(克碳/米<sup>2</sup>/天)<sup>a)</sup>

生 境	参 考 文 献	生 产 率
潮汐鱼塘,夏威夷	Hickling (1970)	1.22
<i>Laminaria</i> 与 <i>Agarum</i> , Nova Scotia	Mann (1972)	1.65
<i>Laminaria hyperborea</i>	Bellamy 等(1968)	3.37
<i>Laminaria</i> sp.	Bellamy 等(1973)	7.90(2米) 3.00(10米)
潮间海藻	Kanwisher (1966)	20.00
<i>Cytoseira</i> , 加那利(Canary)群岛	Johnston (1969)	10.50
海藻,拉克代夫(Laccadives)群岛	Qasim 和 Bhattathiri (1971)	5.80
钙质红藻,埃尼威托克(Eniwetok)岛	Marsh (1970)	0.66
珊瑚礁,佛罗里达州	Kanwisher 和 Wainwright (1967)	2.70—10.20 (总生产力)
潮间蓝绿藻,埃尼威托克(Eniwetok)岛	Bakus (1967)	0.65—2.15
红树林,佛罗里达州	Heald (1971)	1.20
<i>Codium fragile</i> , 长岛海峡	Wassman 和 Ramus (1973)	12.90
底栖小型植物群,美国北部海湾	Marshall 等(1973)	0.08—0.53
底栖小型植物群,热带沉积物	Bunt 等(1972)	0.02—0.22
底栖小型植物群,苏格兰沉积物	Steele 和 Baird (1968)	0.01—0.03

a) 细节见文献

作出的估算是经得起考验的(表 8-2)。根据 7000 多个站所得的数据,他们把全球海洋水域从中亚热带寡营养水域日生产率平均 70 毫克碳/米<sup>2</sup>到广阔沿岸水域的平均 1000 毫克碳/米<sup>2</sup>的范围内共划分出五个“类型”。综合他们的数据得出全球估计为  $23 \times 10^9$  吨碳/年,稍高于 Ryther (1969) 的数值范围。这些估计都没有考虑底栖生产量,该部分的大小显然是有意义的。

由各种各样有特征的地点得到的数据,已由 Westlake (1963) 收集在一起并且分别排列在 Nova Scotia 半岛的 *Ascophyllum nodosum* 和太平洋热带珊瑚礁上的绿藻每天每平方米合成干有机物质 5.5 和 13 克之间。Ryther (1959) 以类似的编排方式将得自珊瑚礁和龟草板(turtle grass flat)的分别每天每平方米为 9.6 和 11.3 克干有机物质列出其净数据。表 8-3 提供了来自一系列生境的最近报道。虽然某些高数值如表所示,相当的变异性也很明显。特

别要注意,从缺乏大型植物植被的沉积物上取得的可用数据一贯是低的。

也应该记住,表 8-3 提供的数字只能谨慎地加以比较。它们来自各种各样的程序,都可能具有缺点,应用于不同季节而且培养时期和深度不一致,还具有多变的重复度。由于这些原因,又因为缺乏足够详尽的地理信息,没有全球的或甚至没有区域性的可用的底栖生产量估计是不足为奇的。显然某些类型的底栖群落是高产的,对海洋生产量必然作出了局部的和区域性的贡献。

## 理 论 处 理

关于全球第一性生产量估计值的可接受性的某些表征,可以由理论问题而导出。这种方法曾经由包括 Rubinowitch (1945)、Russell-Hunter (1970) 和 Vishniac (1971) 在内的不同的评论者所采用。Ryther (1959) 作出了一系列审慎的假设,仅仅测定入射辐射量,就可以得出单位海面面积上可能最大的第一性生产力值。Vishniac (1971) 提出,海洋光合作用的估计值为  $2.5 \times 10^{21}$  卡/年,其效率为每  $1.3 \times 10^4$  卡 1 克碳,  $190 \times 10^9$  吨的年生产量,在不受氮、磷和其他资源限制的条件下,在理论上是可能的。

Russell-Hunter (1970, 230—231 页) 承认“非光合作用区的吸收(光)和冰雪的反射约为 20%”。其余的(所计算的)为入射辐射,另外的 25% 作为“附加吸收和反射损失”而被减去。对于野外条件下的光合作用被认为有 2% 的效率,而且认为要固定 1 克碳必需  $9.5 \times 10^3$  卡能量。在此基础上, Russell-Hunter (1970) 的估计为  $260 \times 10^9$  吨碳/年,相当于非常接近 2 克碳/米<sup>2</sup>/天的平均值。这个量为 Koblentz-Mishke 等(1970)分析量的十倍以上。

Russell-Hunter 的每克碳  $9.5 \times 10^3$  的卡值需要量低于 Vishniac (1971) 的每克碳  $13 \times 10^3$  卡值,虽然大大高于许多其他作者根据有机物质燃烧时所释放的能量而采用的每克碳  $5.5 \times 10^3$  卡。对野外光合作用效率所选择的数字似乎超过了实际的藻类群落,因

为与实验室最适条件的培养是有区别的。Wassink (1959) 世界海洋采纳了 0.11% 这一数值。因吸收、反射等造成的损失似乎是不定的;然而, Ryther (1959) 引用了其他作者的发现是海洋表面因反射造成的损失不超过 3—6%。但未能肯定有多少已穿透海洋表面的光被有光合作用活动的组织所吸收, 虽然 Ryther (1959) 假定在清水中百分率可能是很高的。考虑到这些可能性, 得出位于  $12 \times 10^9$  和  $488 \times 10^9$  吨碳/年的大范围极限间生产量的理论上限和下限是一件简单的事。这些估计相当于 0.09—3.74 克碳/米<sup>2</sup>/日, 而且实际上与根据世界范围的野外测定的估计稍有重迭。Ryther (1959) 引用的个体日生产率在某些情况下超过了这里得出的理论平均值上限。

显然, 关于理论上计算的生产率尚不能作出任何结论, 特别是当它们的推导涉及臆测的假定时更是如此。如果人们不受详细的野外数据的一致性所诱惑, 它们还能提供有用的前景。在理论处理中未考虑到的因素, 必定影响实际生产力。由于这些因素根本上是限制性因素, 理论处理倾向于发生过高估计的偏差。在 Russell-Hunter 的  $260 \times 10^9$  吨碳/年和我们的上限  $488 \times 10^9$  吨碳/年中的假定可能是相当不现实的, 以致这些估计没有实际价值, 但是这并不意味着低限  $12 \times 10^9$  吨碳/年和由野外数据作出的估计不具有某种相反方向的偏差。在这一方面, 考虑某些进一步的可取方法是有益的。

光合作用的有限生产只有在入射光照量等于或超过水面值的 1% 的深度才是可能的, 这几乎是普遍的假定。然而在海冰中发现的微型藻类的丰富种群已知在相当低的光强度下有自养发育的能力 (Bunt, 1963; Bunt 和 Lee, 1970), 而且在较一般的意义上似乎是这种能力可以扩大 (见 Anderson, 1969)。如果我们假定 1% 的光穿透到全球有光带的接受限度以下, 如 Bunt 和 Lee (1970) 对海冰所计算的那样, 以 9% 的效率被利用, 并且承认要 9.5 千卡以固定 1 克碳, 这就可能提供  $13.5 \times 10^9$  吨碳/年。现在如果在“有光带”中利用入射光的 99%, 如 Wassink (1959) 所建议的那样,



以 0.11% 的效率被利用,这将可能接近于生产  $19 \times 10^9$  吨碳/年。 $32.5 \times 10^9$  吨碳/年的生产量总估计将与 Koblentz-Mishke 等(1970)的分析相当的一致,跟高得多的 Russell-Hunter (1970) 数字不同;这可能对生产量的空间分布提出严重的问题。

根据野外测定的碳生产量  $23 \times 10^9$  吨/年的估计尚待评论。简直没有余地来细致地检查现在所接受的生产力测定的实践在计算上的、技术上的和其它潜在的缺点。某些问题在 Koblentz-Mishke 等(1970)和本书第 3 章内讨论。Koblentz-Mishke 等基本上介绍了他们根据大量分离测定的估计及其在季节性和全球性上概括的广泛性。当然,大量的测定并不能避免测量程序的基本局限性。

特别重要的是意识到  $23 \times 10^9$  吨碳/年这个数字是对浮游植物颗粒状成分的固定估计值。它并不包括分泌到海水中的光合作用产物,它的量可能是大量的。底栖生产量也未计入。就我们所知,还没有人试图对全世界底栖第一性生产量作出估计。这不仅将包括海藻(已知它们有许多是高产的),还包括含有共生藻类的一切珊瑚以及海洋维管束植物和附生的与底栖的微型藻类。这样一种估价,由于底栖生境的多样性、因而是困难的;由于业已进行过的测定过少,因而又是过早的。然而,底栖生产量的尝试性的理论范围还是可以提出来的。

位于有光带内的底栖环境范围是难以评价的,但是可以合理地与海岸边缘连系起来。按照 Karo (1956) 的估算,全球海岸线总长度可以取 280,000 法定英里 (450,800 公里)。设海底有光带的平均宽度,在任意决定但又可能是合理的范围内为 1 和 10 公里,则人们将得到  $0.45$  与  $4.5 \times 10^6$  平方公里之间的平面面积。根据 Ryther (1959) 对 200 克卡/厘米<sup>2</sup>/日的平均入射辐射量所提出的理论生产能力,每年由该面积导出的植物性碳的产量可能达到  $0.65-6.5 \times 10^9$  吨。对世界海洋  $23 \times 10^9$  吨碳的现行评价低估大约 2% 可能是保守的。

## 结 论

对于海洋总第一性生产量,  $23 \times 10^9$  吨碳/年的估计值需要提高。然而, 海洋的巨大光合工业, 甚至于某一更大的数字, 并不意味着存在着有用而未加利用的巨大食物贮备 (Ryther, 1969)。只有极小部分第一性生产量能通过营养金字塔中居高位的第二性生产量的鱼类而被收获; 而且人们的捕捞活动仅限于某些鱼群, 由于它们的体形大而又充分集中因而这种收获在经济上是可行的。作为第一性生产量和鱼产量之间悬殊的例子, 少数简单的计算表明, 如果 Bunt 和 Lee (1970) 根据每年从南极海冰所取得的 10 克植物碳/米<sup>2</sup>是有代表性的, 则在这种极端环境中每年生产量可达  $0.26 \times 10^9$  吨。与估计的全球生产量相比较, 这个量是无足轻重的, 但是它却超过了联合国粮农组织 (FAO, 1971) 所报道的目前世界淡水鱼捕捞量的 29 倍。在这一方面, 必须强调指出, 就现代人类食物需要而论, 全球第一性生产量同在经济上直接影响鱼蕴藏量的生产量相比, 对人类是次要的。可捕捞鱼群在海洋中的分布是非常不均匀的; 这些鱼群高度集中于第一性生产量相对高的近岸水域和上涌区这类有限的海域。由于它们的集中, 力求多捕, 这些鱼群可能很容易被捕捞过度, 并且对鱼类以及维持鱼类的饵料供应容易受到污染 (特别是在近岸海域) 的影响。

总之 (1) Koblentz-Mishke 等 (1970) 估计海洋第一性生产量为每年  $23 \times 10^9$  吨碳 (约为  $50 \times 10^9$  吨干物质), 根据野外证据, 是现在可用的最佳估计; (2) 如果底栖生产量、浮游生物细胞溶解有机物质的损失以及低强度光照下的光合作用均加以考虑, 这个估计就有点偏低; (3) 无论是较低还是较高的估计都不会鼓舞从海洋收获更多食物的希望。只有更详尽而综合的海洋营养动态的资料现在可供利用, 才能决定目前海洋对人类需求的贡献能维持多久。然而, Vishniac (1971) 及其他作者的论断是不可避免的: 我们一定是正在接近入射辐射量和收获量的现实性的极限。甚至从海洋

维持目前收获水平的可能性，都会有赖于现代社会在保持沿岸环境质量方面准备作出的努力。

（肖前柱译）

不同国家在对待海洋资源的态度上，存在着明显的差异。在发达国家，海洋资源被视为一种不可再生的资源，必须加以保护。而在发展中国家，海洋资源则被视为一种可以无限利用的资源，往往遭到过度开发和污染。这种差异导致了全球海洋资源的分配不均和生态失衡。

在莱木湖内，由于人类活动的增加，水质污染日益严重。湖内的水生生物种类和数量都在急剧减少，这对当地的生态平衡造成了巨大的威胁。为了保护这一珍贵的自然资源，当地政府已经采取了一系列措施，包括限制工业废水排放、加强水质监测和开展环保宣传教育等。然而，要实现莱木湖的可持续发展，还需要社会各界的共同努力。



## 第9章 内陆水域生态系统的第一性生产力

Gene E. Likens

对于世界上正在扩大的人口，重要的是估价能提供食物的不同生态系统的净第一性生产量。内陆水域生态系统不足地球表面的1%，但是往往属于最高产的地区之列。许多这些水域生态系统在近年来由于人类的活动经历了剧烈的变化。在某些情况下，这种变化对人类的近期要求和需要曾经是有益的，但是变化往往是有害的(即污染水源)，因为人类普遍地把水域用作废物的廉价贮藏所。其它反应及其含意起初是不大明显的；例如，虽然某些水域生态系统由于人类的活动而被人为地施肥，因此增加生产力(栽培性的富营养化)，这种生产力在很多情况下转变为不适于人类消费的物种(即 Beeton, 1969; Beeton 和 Edmondson, 1972)。

### 内 陆 水 域

内陆水域中有无数种类的淡水和咸水湖泊、池塘、河川、溪流、沼泽和湿洼地。本章在讨论内陆水域生态系统时把内陆海(如里海)与淡水和咸水湖归为一类。

地球上地表内陆水域面积了解得不精确(参阅 Hutchinson, 1957; Nace, 1960; Penman, 1970)。大部分地表淡水以冰川和极地冰盖中的冰和雪的形式存在(约  $25.5 \times 10^6$  公里<sup>3</sup>)。淡水湖泊和河川约占地球表面的2%，其体积至少为  $2.04 \times 10^5$  公里<sup>3</sup>。少数湖泊可能特别深(苏联贝加尔湖, 1,741 米)，但是世界湖泊的平均深度只有10米左右。贝加尔湖拥有11%的地球地表淡水，就这一点而论它代表最大的一个液态淡水库。此外，约有20%的地表淡水在北美洲的五大湖。

咸水湖和内陆海较淡水湖具有较小的面积和体积，但数量级是相同的。内陆水域的总面积被认为是  $2 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>。淡水沼泽湿地还包括约  $2 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>的面积。

## 碳 的 固 定

为了商业性食物的收获，人类的注意力通常集中于湖泊和河流的开阔水域；然而，杂草丛生的岸边。沼泽和湿地可能是最大第一性生产力的立地条件。当人们努力评价内陆水域生态系统第一性生产量的时候，这里存在着主要的困难。大多数的研究只是根据浮游植物光合作用的测定来估计第一性生产力。即使在对湖泊生态系统有目的的研究中，底生植物和生根的大型植物所提供的第一性生产量既未包括在内也往往未加测定。

内陆水域生态系统中碳的光合固定可以在各种不同的群落中发生(图 9-1)。这些群落可以很方便地按生产者有机体的类型而加以归类和识别，即浮游植物、大型植物和附生植物。浮游植物代表开阔水域的藻类群落；大型植物是沉水或挺水(emergent)、生根或漂浮的宏观的维管束植物；而附生植物是生长在沉水基底上的与大型植物不同的植物群落。在许多情况下硅藻是底生植物中的优势种，同其它微生物一道在淤泥、岩石或砂砾上(也在大型植物表面上)形成一层薄膜。

在绝大多数水域生态系统中无机形式的碳是最多的： $[\Sigma \text{CO}_2] > \text{DOC} + \text{POC}$  的碎屑  $>$  活的 POC (Wetzel 和 Rich, 1973)。碎屑部分中，溶解有机碳(DOC)通常比颗粒状有机碳(POC)多一个数量级。任何时候只有总有机碳库的一小部分被结合在活有机体内；但是这一小部分能创造出积累在其它部分和决定生态系统功能特征的有机碳。

对于大型植物和附生植物群落的光合率和呼吸率所曾经完成而又良好的定量研究是非常的少。然而根据 Westlake (1963, 1966)最近总结的数据，生根的水生大型植物在肥沃的立地条件下

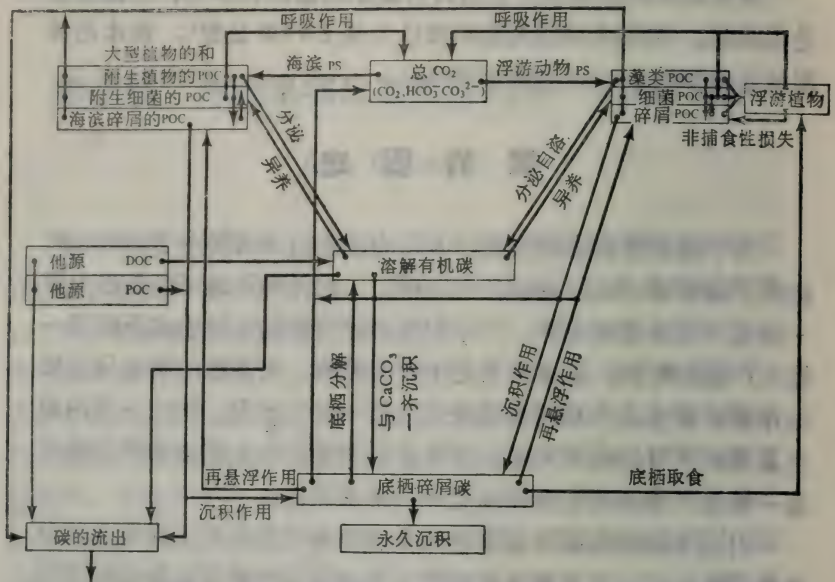


图 9-1 硬水湖内有机碳功能关系的图式模型 DOC,溶解有机碳; POC,颗粒状有机碳; PS,光合作用(据 Wetzel 和 Rich, 1973)

显然是特别高产的(表 9-1)。显然,当生根的挺水大型植物在演替中占据浅水富营养湖泊的沉积物时,其生物生产力可能达到该立地条件的最高水平,既高于以前该地为开阔的水面又高于后来该地变成旱地的时候。Hutchinson (1970) 曾经思考过为什么会这样。可能是具有适量可利用的氮和磷,植物的最适生境是生根于液态介质,茎和叶却暴露在空气中,在该地植物表面的二氧化碳差速置换(differential replacement)能快得多。例如香蒲(*Typha*)和芦苇(*Phragmites*)这样的植物在两种介质中都生长得很好。

这三类第一性生产者在各个水域生态系统中的相对重要性是多变的和大部分是未知的。在非常大而深的湖泊中,浮游植物无疑是主要的第一性生产者。然而在深水湖的岸线浅水区,特别是在浅水湖、湿地、沼泽和流水生态系统中,由底生植物和大型植物作出的贡献即使不占优势也肯定是较为重要的(见 Allen, 1971)。



表 9-1 水域群落在肥沃立地条件的净第一性生产力值<sup>a)</sup>

生产者群落	毫克碳/米 <sup>2</sup> /天 <sup>b)</sup>	克干有机物质/米 <sup>2</sup> /年
湖泊浮游植物	100—1200	100—900
淡水大型植物		
沉水的	500—2700	400—2000
挺水的	4100—12000	3000—8500

a) 据 Westlake (1963, 1966) 修改。

b) 根据下述假定：有机物质为 50% 的碳且按 366 天平均。

湖泊的浅水区按面积计往往是特别高产的，因而具有特殊的生态意义。对密执安州劳伦斯湖的全面研究在这方面是非常有益的（表 9-2）。此湖中，大型植物是主要的第一性生产者，总数是年净光合作用总量的 49%；大型植物及其表面的底生植物一道，担负着湖泊总自源（autochthonous）生产力的 69%。相反地，新罕布什尔州北部一处营养物贫乏的小湖米罗尔（Mirror）湖中，87% 的年净光合作用是由浮游植物提供的（表 9-2）。对各种各样水域必须进行类似的研究，才能在水域生态系统内第一性生产力的来源，分布和趋势方面得到适当的知识。这种信息对于合理利用和管理水域资源是至关重要的。

光合的和化能合成的（chemosynthetic）细菌的碳固定，在少数特殊生态系统中可能是重要的，例如局部混杂的（meromictic）湖或水库（如 Sorokin, 1966; Culver 和 Brunskill, 1969）；但是细菌对于区域性生产量估计也许能略去不计。然而碎屑碳的利用，无论是自源的（来源于湖内）或他源的（来源于湖外），在湖泊与河流的总代谢系统中都可能是重要的（图 9-1）；而微生物在使这种碳成为消费者所能利用的形式起着重要的作用。例如，米罗尔湖和劳伦斯湖分别为 25% 和 12% 的总有机碳输入都是他源性的（表 9-2）。意外的是，直接降水（雨和雪）中的有机碳平均约为 3.1 毫克/升，并且占米罗尔湖总他源输入的 16%（Jordan 和 Likens, 1975）。Lund 等（1963）估计文德梅（Windermere）湖北湾只有三分之一左右的总碳输入可以归于浮游植物自源碳固定。对动物和腐生物

表 9-2 密执安州劳伦斯湖和新罕布什尔州  
米罗尔 (Mirror) 湖的年有机碳流<sup>a)</sup>

	米罗尔湖 (克碳/米 <sup>2</sup> /年)	劳伦斯湖 (克碳/米 <sup>2</sup> /年)
输入		
生产量(净 <sup>b)</sup> )	0035-002	0035
浮游植物	47.0	52.6
底生植物	1.3	41.9
大型植物	1.7	91.4
细菌(化能合成)	4.0	7.1
总自源	54.0	193.0
颗粒状物质	6.6	4.1
溶解物质	11.3	21.0
总他源	17.9	25.1
总输入	71.9	218.1
输出		
呼吸作用 <sup>c)</sup>	54.0	159.7
沉积作用	7.6	16.8
外流中的溶解物质	9.2	35.8
外流中的颗粒状物质	1.0	2.8
总输出:	71.8	215.1

a) 由 Wetzel 等(1972)以及 Jordan 和 Likens(1975) 导出。

b) 碳-14 法。

c) 不包括植物呼吸。

(可能也对藻类)有可能利用的其余三分之二属于外部来源的,虽然底生植物和大型植物输入并未详细估价。所以,外源碳输入通过自源固定碳的同样途径(主要为采食和分解),能够对水域生态系统的总代谢作出重要贡献,并且在评价水域生态系统的总代谢时应认为在功能上是总“第一性生产量”的一部分。关于这一点, Likens (1972a) 曾经提出能够给消费者提供能量的所有已还原的碳化合物,无论自源或他源的,都称为“生态系源碳”。

## 测 定

任何一个熟悉有关水域生态系统中第一性生产量文献的人,

都了解总结文献有严重的困难(本书第3章)。测定单位往往是混乱的而且是难以比较的,如毫克干物质、毫克无灰分干物质、毫克葡萄糖、毫克碳、毫克氧、毫克分子氧或二氧化碳、千卡等等。技术的混乱不亚于单位的混乱。收获法、气体交换法、pH 变化法、营养物法、放射性同位素示踪法以及其它方法,都曾经用于估计光合作用的碳固定。不幸的是,这些程序的每一种都提供了对光合作用某种不同的了解,使比较和解释非常困难。当作者未能说明他们在何地报告总第一性生产量值或净第一性生产量值并且说明在这一方面遵循了什么假设时,所带来的困难是不能忽视的。常常未提供由体积单位换算为面积单位所需要的数据。

根据隔离在小玻璃瓶内的水域生态系统样品的间接测定碳固定以及广泛应用 $^{14}\text{C}$ 法所联系的技术和解释上的困难,对于这个问题也有所帮助。这些预防办法和困难曾经在别处详细地介绍过(例如 Goldman, 1968; Vollenweider, 1969)并且包括环境的人为性、培养时间和条件的作用,样品处理过程中光和温度休克的作用,细胞外产物的形成和测定,与光合作用无关的 $^{14}\text{C}$ 的组合或细胞外产物的沉积以及来源和计数设备的校准。所以, $^{14}\text{C}$ 技术的高灵敏度往往为可靠结果要求的极端谨慎所抵销,特别是因为 $^{14}\text{C}$ 法对测定净第一性生产力还是总第一性生产力仍然是有争论的(例如 Fogg, 1969)。

对于生态系统分析比较重要的是由有限数量的小样品所得的结果外推到整个生态系统的问题。光合作用(第一性生产量)可能在湖泊水柱中是不均匀分布的。所以,重要的是把湖泊与湖水的生产力区别开来(Hutchinson, 1973),即面积为基础的生产力对照体积为基础的生产力。然而在面积基础上比较湖泊的生产量一般是较为合适的。Findenegg (1964)曾经在高山湖的第一性生产量断面图的基础上对湖泊类型进行过分类(图9-2)。类似的组合曾见于加拿大的实验湖区(Experimental Lakes Area)(Schindler 和 Holmgren, 1971)。按照这种分类表,一级湖泊在光强度高的近水柱表面处(光抑制作用可能在水面发生)具有最大的生产率(毫克



碳/米<sup>3</sup>/时间), 生产力随深度增加而迅速下降。二级湖泊并没有明显的最大值, 低生产率在整个水柱中占优势, 其光强度是适当的而且显然不是限制性的。三级湖泊通常具有两个最大值(近表面和中深度), 最大生产率在光强度只有表面值的 30—50% 的深度(如见 Findenegg, 1964)。某些湖泊中水柱内最大生产率(体积的)可能不产生面积基础上的最大生产率, 相反地三级湖泊通常具有单位面积的最大生产率(图 9-2)。这些结果将取决于各种各样的因素, 包括营养原带(trophogenic zone)的深度, 藻类物种, 透光度, 营养物的垂直分布, 湍流, 水柱内的混合等等。因此, 在一个水域生态系统第一性生产率常常有时间上的(年的、季节的和逐日的)和空间上的(垂直的和水平的)区别(例如 Rodhe, 1958; Findenegg, 1964)。只有少数谨慎的研究, 其中各季节的频繁测定对年第一性生产率能够作出合理的估计。在大多数情况下, 把从短期培养得到的少数几日的数值外推为年度数值纯粹是臆测。

因此, 只有极少量可靠的年第一性生产力的定量资料。对于

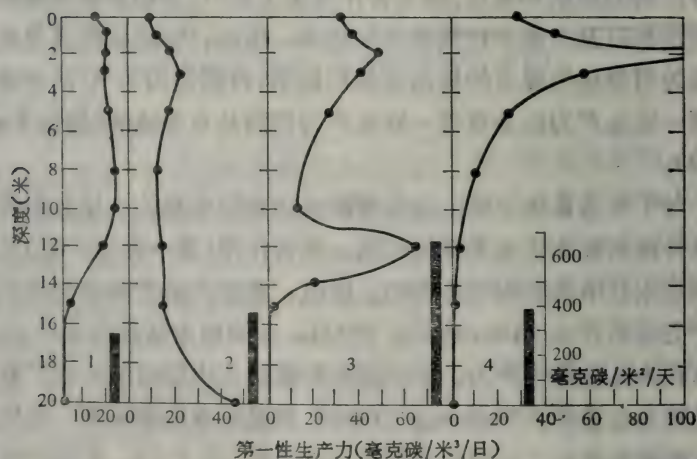


图 9-2 高山湖的第一性生产率(<sup>14</sup>C)模式: (1)米尔斯塔特(Millstatt)湖; (2)克洛平(Klopein)湖; (3)沃尔斯(Wörth)湖; (4)康斯坦茨湖的下湖。每一格右下方的垂直柱表示单位面积湖面的生产量(据 Findenegg, 1964)

河流,特别是热带河流,这种资料实际上是不存在的。例如,并没有已发表的资料可以描述我们最大的河流系统(亚马孙河、刚果河、尼罗河和密西西比河)的年第一性生产力特征。这种缺乏,显然是不幸的,但考虑到研究这些巨大的和高度复杂的流水系统的困难是可以理解的。除了上面概括的问题外,河流内某一位置的一定水量是随着往下流动而经常变化着的。

## 生 产 量 总 额

因为重要的是至少要测定有关的数量级,我已经把内陆水域生态系统中某些范围的净第一性生产力值集合起来(表9-3)。所有的值都是用净生产力来表示的,因为这是对生态系统的异养有机体供能方面的最关键的参数。根据我们现在的知识,这种企图在许多方面即使没有使人误解的可能也是不现实的。例如,在对气体交换的大多数研究中,呼吸校正是困难的,因为数值变化剧烈,用不透明瓶测定几乎总是反映出群落呼吸,包括细菌、浮游动物等等,而不仅仅是藻类的呼吸。Peterka 和 Reid (1968) 报道,呼吸值平均为 34%,但北达科他州阿什塔比拉水库内总生产力在 0%与 95%之间变化。Hogetsu 和 Ichimura (1954) 发现 Suwa 湖内呼吸在 45%与 120%的总生产力之间变动,而 Aleem 和 Samaan (1969)对于埃及高产的马里尤特(Mariut)湖内水柱发现呼吸平均约为 30—40%的总生产力。Westlake (1966)表示年第一性生产力大约为 50%的总生产力。40%总生产力的呼吸值可能代表一般合理的近似值,我已经使用了这个值。

当单独利用  $^{14}\text{C}$  数据时,总生产力往往被假定为净生产力的 125% (参见 Brylinsky 和 Mann, 1973)。然而由于所用技术的差别和生态系统的营养条件,往往很难解释用净第一性生产力表达的已发表的  $^{14}\text{C}$  资料。我假定  $^{14}\text{C}$  测定值近似于净生产力(虽然数值位于净生产力和总生产力之间)。为方便起见我认为水生植物的干重中有 50% 的碳。Westlake (1966) 表示大型植物含碳量范

表 9-3 区域性水域生态系统的净第一性生产力值

水域系统	毫克碳/米 <sup>2</sup> /日	克碳/米 <sup>2</sup> /年 <sup>a)</sup>
热带湖泊	100—7600	30—2500
温带湖泊	5—3600	2—950 <sup>b)</sup>
北极湖泊	1—170	<1—35
南极湖泊	1—35	1—10
高山湖泊	1—450	<1—100
温带河流	<1—3000	<1—650
热带河流	<1—?	1—1000?

a) 在大多数情况下是按估计的“生长季”平均的。

b) 天然富营养湖泊可能达到 450 的最大值。

围在 40% 与 48% 之间。因此,这个总结(表 9-3)说明对以前研究所增加的某种解释,但是估计是尝试性的。然而提出了某些重要的问题。

范围的极限代表相对寡营养的和富营养的(贫瘠的和肥沃的)条件。然而某一类中最高产的湖泊可能比另一类中最低产的湖泊还要低产(表 9-3)。这种对比表明富营养和寡营养这种术语是相对的,而它们的应用范围要谨慎规定,特别是现在,对它们也可能有感情用事之嫌。关于淡水湖(浮游植物)生产力和营养状况的某些特征见表 9-4。Vollenweider (1968)对这种关系的某些方面作了详细的评价。

河流的范围最低值为每日每米固定 <1 毫克碳,因为重重遮荫的河域可能只有非常少的自源生产量(虽然某些河流具有丰富的他源输入,例如 Hynes, 1963; Fisher 和 Likens, 1973)。河流生态系统显然可能是非常高产的,而在重度施肥的条件下,它们可能位于我们最高产的系统之列(参见 Odum, 1956)。

北极、南极和高山湖泊按年度计大体上比其它湖泊低产,主要是因为生长季节的限制(一年中部分时间被冰雪覆盖)和由于流域补充营养物质的季节延迟或限制。Hobbie (1964)的一些发现在这方面特别有意义,这些发现表明在阿拉斯加的两个湖泊中有一些最高的日生产量值,而且 41% 与 83% 之间的年生产量是在积冰



表 9-4 不同营养状况湖泊的某些总特征<sup>a)</sup>

营养状况 <sup>b)</sup>	第一性生产力 (毫克磷/米 <sup>2</sup> /日)	总有机碳 (毫克/升)	浮游植物密度 (立方厘米/立方厘米)	浮游植物生物量 (毫克磷/立方厘米)	叶绿素-a (毫克/米 <sup>3</sup> )	优势浮游植物	消光 ( $\eta$ /米) <sup>c)</sup>	总磷 (微克/升)	总氮 (微克/升)	总无机固体物 (毫克/升)
超寡营养	<50	—	<1	<50	0.01—0.5	金藻科	0.03—0.8	<1—5	<1—250	2—15
寡营养	50—300	<1—3	—	20—100	0.3—3	隐藻科 甲藻科	0.05—1.0	—	—	—
中寡营养	—	—	1—3	—	—	杆藻科	—	5—10	250—600	10—200
中营养	250—1,000	<1—5	—	100—300	2—15	—	0.1—2.0	—	—	—
中富营养	—	—	3—5	—	—	—	—	10—30	500—1,100	100—500
富营养	600—8,000	5—30	—	>300	10—500	杆藻科 蓝藻门 绿藻门	0.5—4.0	—	—	—
超富营养	—	—	>10	—	—	眼虫藻门	—	30—>5,000	500—>15,000	400—60,000
营养障碍 (腐殖质的)	<50—500	3—25	—	<50—200	0.1—10	—	1.0—4.0	<1—10	<1—500	5—200

a) 根据 Birge 和 Juday (1934), Sakamoto (1966), Vollenweider (1968), Schindler 和 Holmgren (1971), Powers 等 (1972), Talling 等 (1973) 及其他作者。

b) 用 <sup>14</sup>C 法测定的。

c)  $I_z = I_0 e^{-\eta z}$ , 其中  $I_z$  = 深度  $z$  时的光强度,  $I_0$  = 水面光强度,  $\eta$  = 消光系数。

下发生的。南极洲的文达 (Vanda) 湖有 4 米厚的永久积冰,但是夏季有光带竟伸展至 60 米深处。这个大湖是世界上最低产的湖泊之一 (夏季光合作用  $^{14}\text{C}$  固定值为 14 毫升碳/米<sup>2</sup>/日; Goldman 等, 1967)。温度被认为是主要的限制性因素。加利福尼亚-内华达的塞拉内华达山脉中的寡营养的 Tahoe 湖夏季有光带厚约 100 米,但是  $^{14}\text{C}$  生产力在 1959—1962 年间平均仅约为 99 毫克碳/米<sup>2</sup>/日 (Goldman, 1967)。相反地,康斯坦茨湖的下湖,是第二个最大的高山湖,被认为是富营养的;十月间曾报道有高达 450 毫克碳/米<sup>2</sup>/日的第一性生产力 (Findenegg, 1966)。

温带,北达科他州的阿什塔比拉湖是夏延河上的肥沃水库并且具有约为 340 克碳/米<sup>2</sup>的年净第一性生产力 (Peterka 和 Reid, 1968)。澳大利亚的一个咸水湖,韦洛拉普 (Werowrap) 湖显然具有未受干扰的温带湖泊已知最高的年生产力 (根据用  $^{14}\text{C}$  全年测定为 435 克碳/米<sup>2</sup>; Walker, 1973)。韦洛拉普湖内不存在大型植物,该湖约有 91% 的总年生产量发生在水柱顶部 50 厘米内 (Walker, 1973)。丹麦的 Pederborgsø 是营养物高度丰富的,根据  $^{14}\text{C}$  法具有 943 克碳/米<sup>2</sup>的年生产力 (原始值乘以 1.45, 比较 Mathiesen, 1963; Jønasson 和 Kristiansen, 1967)。丹麦的 Søllerød Sø 也是用污水重重施肥的,具有 520 克碳的年总生产力 (Steemann Nielsen, 1955; 或假定呼吸量为 40% 的总生产力,即净生产力为 312 克碳/米<sup>2</sup>/年)。Rodhe (1969) 总结了所有用生活或工业排放的废水施肥的各种丹麦湖泊和一个瑞典湖泊的资料,得出了每日 6,000 毫克碳/米<sup>2</sup>的最大总第一性生产率。加利福尼亚的浅而高度富营养的克利尔湖,根据  $^{14}\text{C}$  法具有约为 2500 毫克碳/米<sup>2</sup>的最大每日生产率 (Goldman, 1968)。世界上体积最大的淡水湖,贝加尔湖具有约为 310 毫克碳/米<sup>2</sup>/日的平均浮游植物生产力 (Kozhov, 1963), 122.5 克碳/米<sup>2</sup>的年净生产力 (Moskalenko, 1972), 可能是中营养的。这个巨大的贮水库现在正受到主要人工栽培的影响。五大湖的年净浮游植物生产力的某些估计已经由 Vollenweider 等 (1974) 提出。伊利湖是最高产的 (240—250 克碳/米<sup>2</sup>/年), 以下为安大略湖 (180—190 克碳/

米<sup>2</sup>/年), 密执安湖(140—150 克碳/米<sup>2</sup>/年), 休伦湖(80—90 克碳/米<sup>2</sup>/年)和苏必利尔湖(40—80 克碳/米<sup>2</sup>/年)。

如所想象的那样, 热带湖泊如果营养物丰富可能是特别高产的。长时间以来人所共知在热带浅水池塘和水稻栽培中获得非常高的生产力。天然生态系统中水域第一性生产力的上限问题可能是有意义的。Wetzel (1966) 提出只有在高度施肥的情况下生产力才有可能超过 5 克碳/米<sup>2</sup>/日, Lund (1976) 却相信上限大约是 10—13 克碳/米<sup>2</sup>/日。Lewis (1974) 在对菲律宾 Lanao 湖的最近详细研究中报道了 5 克碳/米<sup>2</sup>/日的最大每天净生产力和 620 克碳/米<sup>2</sup>的年度值。在具有大群火烈鸟的非洲纳库鲁湖中, Melack 和 Kilham (1971) 报道了 34 克氧/米<sup>2</sup>(约 12.8 克碳/米<sup>2</sup>)的每日总生产力的最高值。这是对内陆水域曾经报道过的最高值之一, 无疑与火烈鸟所维持的营养物高水平有关(表 9-5)。Talling 等 (1973) 根据文献数值和对埃塞俄比亚两个高产咸水湖的研究, 也考虑了浮游植物最大生产量问题, 并且声明, 对于天然照明下的大规模培养, “……10 克碳/米<sup>2</sup>/日或更高的净产量是有充分证明的, 反之对天然浮游植物极少有超过 4 克碳/米<sup>2</sup>/日的净或总产量的详细记录……。”他们提出在光饱和条件下单位生物量总光合率大于 30 毫克氧/毫克叶绿素 a/小时将是罕见的。湖泊有光带内的叶绿素 a 值能够在理论上达到约 200—300 毫克/米<sup>2</sup>的最高水平(Talling 等, 1973)。所以, 两个埃塞俄比亚湖泊, Aranquadi 湖和基洛特斯(Kilotes)湖的 43 和 57 克氧/米<sup>2</sup>/日(Talling 等, 1973)的总生产力值是接近理论极限的。然而, 较大的数值(17.5 克碳/米<sup>2</sup>/日)曾在红罗克湖(Red Rock Tarn)(表 9-5)——澳大利亚的一个浅咸水湖(Hammer, 1970; Hammer 等, 1973)内测得的(如果 <sup>14</sup>C 法的结果确实是表明净生产力)。

对于世界第一性生产量的估计现在看来只有两个范畴是有用的: (1)湖泊与河流, (2)沼泽与湿地。所有湖泊与河流的总面积约  $2 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>。这些生态系统的平均生产力值是非常难于估计的。大部分根据主要的淡水蓄水库【贝加尔湖和北美五大湖



表 9-5 某些不同纬度咸水湖的最大日总生产力值

湖 泊	纬 度	无机固体 溶解总量 (毫克当量/升)	最大总 生产力 (克碳/米 <sup>2</sup> /日)	参考文献
纳库鲁	南纬 0°	78—168	12.8 <sup>b)</sup>	Melach 和 Kilham (1971)
Aranguadi	北纬 9°	70—80	21.4 <sup>b)</sup>	Talling 等(1973)
马里尤特	北纬 31°	200 <sup>a)</sup>	10.8 <sup>c)</sup>	Aleem 和 Samaan (1969)
红罗克湖	南纬 38°	300 <sup>a)</sup>	29.2 <sup>d)</sup>	Hammer 等(1973)

a) 估计值

b) 溶解氧生产量 $\times 0.375$ c) <sup>14</sup>C 值按相当于光饱和条件下光合作用率的 10% 的校正因数而增大d) <sup>14</sup>C 值增多 167%

(Laurentian Great Lakes) 31% 的地表淡水], 考虑到大型植物和底生植物以及浮游植物生产力, 湖泊和河流的平均净生产力被认为是 200 克碳/米<sup>2</sup>/年, 得出年净生产量总额约为  $0.4 \times 10^9$  吨碳或  $0.8 \times 10^9$  吨干物质。淡水沼泽和湿地面积约为  $2 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>, 而平均净生产力可以取 1500 克碳/米<sup>2</sup>/年, 得出  $3 \times 10^9$  吨碳或  $6 \times 10^9$  吨干物质的年度值总额。对湖泊与河流的估计低于以前作出的估计, 而对沼泽与湿地的估计则高于过去 (Whittaker 和 Likens, 1969, 1973)。

## 人为富营养化

各种各样的环境因素可以调节或限制水域生态系统的第一性生产力。Brylinsky 和 Mann (1973) 根据“大规模”的相关分析(分散在从热带到北极的 43 个湖泊和 12 所水库)提出, 淡水生态系统的水域生产量主要是由纬度决定的太阳辐射输入所控制的。纬度作为一种独立变量能说明生产力中约 65% 的变异。没有人怀疑太阳辐射对光合作用是极其重要的。然而有理由认为 Brylinsky 和 Mann 对它们的相关的解释是错误的, 营养物的输入和可利用性在决定淡水生态系统的生产力方面, 特别是在地区性基础上, 是更为重要的变量。有许多湖泊为例, 它们接受同样的太阳输入但是在

生产力方面却有巨大的差异,因为营养物,特别是无机氮和磷的可利用性不同。至今所观察的最高产湖泊显然并不在热带(表9-5),注意到这一点是很有意义的。根据表 9-3 的数据,某些极地和高山湖泊显然也具有比某些热带湖泊更高的生产力。而且如 Brylinsky 和 Mann 所指出,利用周围无机磷和氮的浓度作为独立变量,并不是营养物对生产力的作用的有效评价。这些重要的营养物在活的颗粒、死的颗粒和溶解形式之间的循环是如此迅速(Whittaker, 1961; Lean, 1973),以至水内浓度只有很小的鉴定价值。而且,浮游植物过量地摄入无机磷可能掩盖了营养物可利用性与生产力之间的任何关系(比较 Lehman 等,1975)。所以,为了充分评价水域生态系统内对控制第一性生产力的作用,必须了解营养物的输入输出流以及内部循环速率。

营养物的可利用性和太阳辐射肯定是两种重要的变量,但是可利用基质的温度以及被浮游动物和底栖无脊椎动物采食也可能是起作用的。这些课题在别处有详尽的叙述,此处不再考虑(见 Goldman, 1966; Russell-Hunter, 1970; Likens, 1972b)。然而关于人类对湖泊的作用,特别是关于人为的富营养化必须加以讨论。

Rodhe (1969) 认为具有  $> 75$  克碳/米<sup>2</sup>/年总生产力的湖泊是天然富营养的,而  $> 350$  克碳/米<sup>2</sup>/年的那些湖泊是受污染的。“受污染的”这一术语已采取了含糊的和时有情绪的意义; Rodhe 使用这个术语表示过分人为的富营养化,在这种情况下水体是受生活或工业废物沾污的。富营养化指的是因营养物丰富(喂食良好)而产生增大的生物学反应,而污染带有因过多输入营养物(过度施肥)或毒物而产生的生物学损害的涵义。

如果我们保守地认为  $> 250$  克碳/米<sup>2</sup>/年的总生产力值(150 克碳/米<sup>2</sup>/年净生产力)是人为的富营养化湖泊的特征,则美国有好几千这样的湖泊。没有人准确地知道美国有多少湖泊,但是估计在100,000以上,可能有三分之一表现出人为性富营养化的迹象(Hasler 和 Ingersoll, 1968)。Ketelle 和 Uttormark(1971)把美国的 425 处湖泊名字编纂起来(决不代表完全的清单或甚至是随机



抽样),这些湖泊“已被败坏到这种程度,如果要重建令人满意的质量,则保护行动已经不够了,需要的是恢复。”在这张清单中有340处湖泊面积大于40.5公顷(100英亩)。这个问题无论如何不是局部性的,富营养化率虽然在不同的湖泊高度多变,却反映了人口增长率和利用率。

北美五大湖中,苏必利尔湖和休伦湖以及在较小程度上的密执安湖仍是比较低产的,反之安大略湖和伊利湖,特别是伊利湖的西湾是富营养的(Beeton, 1969; Beeton 和 Edmondson, 1972; Ragotzkie, 1974)。然而,Beeton 和 Edmondson(1972)指出,这些非常大的湖泊的近岸区域首先受到由陆地排放的营养物和毒素的影响。所以伊利湖、密执安湖和安大略湖,特别是休伦湖的萨吉诺湾和密执安湖的格林(Green)湾,较远岸水域更为富营养。浮游植物的现存量对于随人为的富营养化而发生的变化率作为某些说明,虽然生物量和生产力之间的关系很少定量化。1927和1964年间伊利湖水内藻类细胞的平均数在一定时候曾增加44.3个细胞/毫升/年。1926与1958年期间在密执安湖内发生了13个细胞/毫升/年的较慢而又显著的增长(Davis, 1966)。苏必利尔湖在淡水湖中面积最大(82,103公里<sup>2</sup>; Ragotzkie, 1974),约为地球表面淡水面积的8%。如果浮游植物的第一性生产力约为50克碳/米<sup>2</sup>/年(Vollenweider 等, 1974),湖泊的年生产量将是 $4.1 \times 10^6$ 吨碳,或占地球湖泊和河流总生产量的1%以上。相反地,伊利湖的日生产力可能高达苏必利尔湖的45倍(Beeton, 1969)。由于苏必利尔湖的巨大面积,人为富营养化的苏必利尔湖可能显著改变对地球湖泊和河流生产力的估计。

因为富营养化的主要结果是增加生物学生产力,对人类的作用是综合的。增多的营养物输入可能造成非常高的第一性生产率。如果藻类的增长很容易被消费者采食,就能维持较多和较大而又“合乎需要的”鱼种,人们就可能会欢迎富营养化。然而,如果随着增加施肥使藻类的演替产生不容易被消费者采食的种,或藻类由于它们的存在(漂垢)或由于它们的新陈代谢使水被沾污,人



类是不喜欢的。有些湖泊被认为是富营养化的或“污染的”是因为讨厌的藻类(往往是蓝绿藻)的水花,这种情形通过臭味、味道或外观对人类的利用有不利的影响(见 Edmondson, 1969)。

## 结 论

虽然地球上内陆水域生态系统的面积是比较小的,而这些生态系统却是一些最高产的。各种各样的环境因素,包括营养物的可利用性;热和光;水域形态;形态测量(morphometry)和底质;采食率或收获率;以及流域区大小、利用和地质;可能调节或限制这些多种多样的和复杂的水域生态系统的净第一性生产力。碳可能被浮游植物、大型植物、底生植物或化能合成微生物固定在生态系统中,或者碳可能作为溶解的或颗粒状的有机物质由流域而被输入。评价所有这些输入和它们的调节因素,对于在水域生态系统中预测富营养化趋势是重要的。

通过人为变化,人们加快了对湖泊的营养物输入(来自农业肥料、污水、洗涤剂、工业废物、大气污染),并且大大增加了它们的生物生产力。这种生产力可能具有不受人们欢迎的形式。在某些情况下,工业或农业毒物可能降低生产力或是使人们无法消费受杀虫剂或其它毒物所污染鱼类。这是我们的困境。人口的增长引起了对来自水域的高蛋白食物的需要的增长,但是工业和人口的增长加大了对水域的压力,这可能减少其生产力或者是降低其生产食物的合适性。这些人为所导致的湖泊变化,在美国和别处都正在迅速蔓延。看到这种人为富营养化可以被缓和或者被局部逆转(华盛顿湖: Edmondson, 1972; 格林湖: Oglesby, 1969)是令人鼓舞的,但是这种逆转的代价通常是非常大的,而且在政治上是困难的。不幸的是,如果人口和工业继续增长,这种增长的结果可能逐渐限制人们为了食物和游乐对湖泊和河流的利用。

【肖前柱译】

## 第 10 章 世界主要植被组合的第一性生产力

Helmut Lieth

世界上第一性生产力对于人类是极其重要的。第一性生产力获取太阳能的一部分，维持着生物圈内所有组成成分的生命。人类食物的最大部分，是由陆地上植物的生产力提供的。我们对建筑业和制造业最大量的一种物质(木材)以及许多其它产品也来自陆地生产量。植被的生产力，是地球对人类容纳量的一个主要方面(环境中有毒物质的积累与潜在的心理影响是另一方面)，容纳量是长期维持人类种群的能力。化石燃料是过去第一性生产量赢余的积累。植被层保护地球表面免受破坏性的侵蚀；它提供了环境的重要的部分，在这个环境里人类及其社会得到了发展。在这里，人类本身也感到舒适自在。正是借助于第一性生产力以及通过光合作用创造有机物质使植物生长，植被层与人类的生活得以维持。

在二十世纪 60 年代初期，国际生物学计划 (IBP) 的形成与这种思想是有关系的。今天能从各地区提出以前未研究过的生产量数据，应归功于这个计划。除分别提出主要群落类型的生产量水平外，在此，还提出了一个新而独特的世界总生产量的评价。对生物物质能值的知识已经提高，使我们有可能用干物质(吨)与卡表示生产量值。

### 干物质生产量

如果不受人造的干预，世界上主要植被类型在长时期内是相当稳定的。形成对照的是最近二十年的文献中对它们的分类是不稳定的，为什么植物群落的分类在某种程度上仍是主观性的，是

有充分理由的。为了采用合理的标准分类系统,我们已采用了 UNESCO 方案 (Ellenberg 与 Müller-Dombois, 1967) 的修订形式 (Olson, 1970)。对陆地植被划分 8 个群系级 (formation classes), 其中包括 28 个亚级 (Subclasses) 以及许多更小的单位。这个系统的群系亚级, 完全符合于国际生物学计划 (IBP) 所理解的“生物群落型 (biome types)”和很多作者的“群系型 (formation types)” (如 Whittaker, 1962, 1970)。表 10-1 概括了 20 个植被单位生产量的估计值。生产量值是分别从不同的两个方面计算出来的, 即每年干物质的生产量和每年能量的固定。干物质碳的含量可估计为 45%,  $\text{CO}_2$  的估计为干物质的 1.6 倍。

表 10-1 指示出植被单位 (第 1 列), 植被类型覆盖的面积 (第 2 列), 第一性生产力率 (第 3 与 4 列) 与植被类型每年干物质总生产量 (第 5 列)。地球上总生产量合计为  $155.2 \times 10^9$  吨 (其中海洋为  $55 \times 10^9$  吨, 大陆上为  $100.2 \times 10^9$  吨)<sup>1)</sup>。表 10-1 中的数值很好地符合 Whittaker 与 Likens (Whittaker, 1970, Whittaker 与 Woodwell, 1971) 最近估计的世界干物质  $164 \times 10^9$  吨, 以及 Golley (1972) 估算的干物质重  $143.8 \times 10^9$  吨。近来在其它的估算中, Basilevich 等 (1970) 与我们估算的数值差异最大, 其总量共计为  $225 \times 10^9$  吨: 海洋干物质总量为  $55 \times 10^9$  吨 (无差异), 陆地为  $170 \times 10^9$  吨。最近的地球生产力估计的比较见第 13 章。

## 能 量 的 固 定

分别评价相同的植被单位每年能量的固定, 见表 10-1 第 6-8 列中。第 6 列中举出了由 Lieth 与 Pflanz (1968) 按照植被样地实际组成描述的植被类型燃烧值的平均数。第 7 列内的数字已换

---

1) 新估算的世界净第一性生产力, 在本书原稿已付印之后被估算出。根据新的国际生物学计划的资料及其报道和评价, 见本书第 11、12、13 和 15 章中, 新的估算在陆地面积  $149 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>上的干物质为  $121.7 \times 10^9$  吨已被报道 (Lieth, 1975)。这个数字更接近本节内其他作者讨论的数值。



表 10-1 世界净第一性生产和能量的固定(约 1950)<sup>a)</sup>

1	2	3	4	5	6	7	8
植被组合	面积 (10 <sup>6</sup> 公里 <sup>2</sup> )	净第一性生产力			平均 燃烧值 (千卡/克)	每年能量固定	
		范 围 (克/米 <sup>2</sup> /年)	近似 平均	总生产量 (10 <sup>9</sup> 吨)		平 均 10 <sup>9</sup> 卡/米 <sup>2</sup>	总 量 (10 <sup>18</sup> 卡)
森 林	50.0		1290	64.5			277.0
热带雨林	17.0	1000—3500	2000	34.0	4.1	8.2	139.4
雨绿林	7.5	600—3500	1500	11.3	4.2	6.3	47.2
夏绿林	7.0	400—2500	1000	7.0	4.6	4.6	32.2
硬叶常绿灌木	1.5	250—1500	800	1.2	4.9	3.9	5.9
暖温带混交林	5.0	600—2500	1000	5.0	4.7	4.7	23.5
北方针叶林	12.0	200—1500	500	6.0	4.8	2.4	28.8
疏林地(wood land) (小树)	7.0	200—1000	600	4.2	4.6	2.8	19.6
矮生疏开灌木	26.0		90	2.4			10.2

苔原	8.0	100—400	140	1.1	4.5	0.6	4.8
荒漠灌丛	18.0	10—250	70	1.3	4.5	0.3	5.4
草原	24.0		600	15.0			60.0
热带草原	15.0	200—2000	700	10.5	4.0	2.8	42.0
温带草原	9.0	100—1500	500	4.5	4.0	2.0	18.0
荒漠(极端)	24.0		1				0.1
干荒漠	8.5	0—10	3	—	4.5	—	0.1
冰荒漠	15.5	0—1	0	—	—	—	—
耕地	14.0	100—4000	650	9.1	4.1	2.7	37.8
淡水	4.0		1250	5.0			21.4
沼泽湿地	2.0	800—4000	2000	4.0	4.2	8.4	16.8
湖泊江河	2.0	100—1500	500	1.0	4.5	2.3	4.6
大陆总计	149.0		669	100.2			426.1

a) 纵列 1—8: [1] 亚区是根据 Ellenberg 与 Müller-Dombois (1967) 及 Olkon (1970) 命名的。[2] 教堂山, 北卡罗来纳大学 地植物学学生三个连续的小组研究的主要成果。某些情况作了修订和调整。[3] 表中数值是由我们自己生产资料编篡中推算出来的, 这和 Whittaker 与 Woodwell (1971) 的结果很相似。[4] 原始材料参看 Whittaker 与 Likens (1971), Whittaker (1970), 以及 Odum (1971)。[5] 是 2 和 4 列中数值的乘积, 全部数值计算至小数点一位。[6] 原始材料参看 Jordan (1971a) 与 Odum (1971)。数值 4.5 为珊瑚礁, 三角洲及近海岸水域计算之用; 4.9 为计算开矿的海面及上涌区之用。[7] 是 4 与 6 列数值的乘积。[8] 是 2 与 7 列的乘积。

算为每平方米所固定的能量(卡),是由第6列的数值乘以该表前半部第4列中的数字取得的。第8列是全植被单位能量固定的总估算值。对于陆地地面总计为  $426 \times 10^{18}$  卡/年。海洋第一性生产力估计为  $55 \times 10^9$  吨/年,其相应的能当量见表10-1的脚注,对海洋为  $261 \times 10^{18}$  卡/年,世界的总量由净第一性生产力中固定的为  $687 \times 10^{18}$  卡/年。如果认为太阳每年的辐射总计为  $610 \times 10^{18}$  千卡(全光谱,在地球表面),总能量固定平均为 0.11%,海洋为 0.06% 陆地表面为 0.24%。

我们估算世界总计为  $687 \times 10^{18}$  卡/年,与 Golley (1972) 的数字  $652 \times 10^{18}$  卡/年很好地相符合。这两种估算互相补充,我们的估计,大部分根据不同的资料库,仅在热带地区这两种计算出现了重合。Golley 主要地依靠 Cummins 与 Wuycheck (1971) 汇编的打印材料,这些材料在我们的数据已汇入表10-1之后才发表。我们自己列举的材料,主要依赖已经可应用的欧洲数据,并且在1962—1966年间进行过数百次的自身核对[除 Lieth (1965a) 与 Lieth 及 Pflanz (1968) 以外, Pflanz (1964) 写的一篇论文与 Velemis、Powell 及 Vassma 写的报告,大部分均未发表[因本章作者改换了原先研究的大陆]。

表10-1中能量数据的比较,可以观察到不同植被类型的适应性。在森林类型间,热含量与气候及分类的群组相关。温带林中卡值通常较热带林中为高,在裸子植物中较被子植物为高。按该范围的极端情况,热带雨林(被子植物)的燃烧值较北部针叶林(裸子植物)低20—25%。这就指出一种假说,在最近6千万年来,被子植物的成功超过了裸子植物(Lieth, 1972; 参看 Jordan, 1971b)。值得注意的是在大部分温暖地区,裸子植物已经被推到对树木生长是边缘的环境(因为干燥,寒冷或瘠薄)并进入早期演替的阶段,所以它们实际上已被排出热带低地\*。也许被子植物适应优势的秘诀,就在于它们有能力形成每单位重量的木材而支付少得多的

---

\* 指海拔高度而言。——译者注



能量。

## 其它的群落性质

在很多论文中,都认为生产力也和生物量、同化作用的表面积以及叶绿素的含量具有相关性。这些因子的数值范围,已从文献中编纂如表 10-2 中所示,作为干物质生产力和能量凝聚的数据并提供第 15 章中生物圈特性描述的基础。

生物量(一定时间内存在的有机体的干有机质,有时是指现存量,与作为率值的生产力相区别的现存量)的知识,作为对营养的循环与生物地球化学研究的一部分,对理解有机体内营养库是必不可少的。群落的生产力愈高,则生物量的积累可能就愈大。然而,其相关是不密切的,对于估计生产力本身并不是普遍有用的。生物量显著地受优势植物年龄的影响,在演替的群落中,其年龄的差异又很大。草地与易燃的群落,甚至那些高产群落,与其它群落比较生物量较低。陆地群落生物量的范围,在很多草地、荒漠灌丛与苔原群落,一般每平方米为 0.1 到 5 公斤;在很多疏林地(小树),灌木林(例如常绿阔叶灌丛)与幼林中为 5—20 公斤/米<sup>2</sup>;许多成熟林(参阅 Whittaker, 1966, 1970)中为 20—60 公斤/米<sup>2</sup>。此外,世界生物量的数据,则由 Bowen(1966)、Rodin 与 Bazilevich (1967)、Whittaker (1970)、Olson(1970) 以及 Bazilevich 与 Rodin (1971) 先后发表。

叶表面积通常表示为“叶表面积指数”,是用 1 平方米地表面上的叶表面积(米<sup>2</sup>)表示。很清楚,这里与生产量有关的一个重要的量度,叶面积是光合作用的气体交换必需通过的。叶面积指数与生产力相关,但这仅是粗略的相关,以至在某种程度上不能从指数进行生产量的预测。常绿群落通常比相同生产力的落叶群落有较高的指数。大多数裸子植物的森林,具有高的指数(甚至它们被二除以后和阔叶林比较仍然如此,因裸子植物的叶表面积是按全针叶表面计算的,而阔叶树叶则仅计算叶的一面)。因此,在不同

表 10-2 植被组合的成熟林分的生物量,叶面积  
指数与叶绿素含量<sup>a), b)</sup>

1	2	3	4
植被组合	成熟生物量 公斤/米 <sup>2</sup>	叶面积指数或 同化作用表面 米 <sup>2</sup> /米 <sup>2</sup>	叶绿素总量 克/米 <sup>2</sup>
热带雨林	45(1,9)75?(2)	6—10—12—16.6(1,14)	3—9(14)
雨 绿 林	42(1,9)	6—7—10(1,11)	2—?(11)
夏 绿 林	42—46(4)	3—12(4,14)	2—6(6,14)
常绿阔叶灌丛	26(8)	4—7—12(3,8)	?
暖温带混交林	24(1)	5—14(1,14)	3—8(14)
北方针叶林	20—52(1)	7—15(1,2,5)	1.4(5)
疏林地(小树)	2—20(1,7)	4.2(14)	?—2(11)
苔 原	0.1—3(7)	0.5—1—1.3(12,13)	0.4—0.6(12)
荒漠灌丛	0.1—4(7)	?	?
热带草原	?—5	1—5(12,14)	1.7—5(14)
温带草原	?—3	?—5—9—16(5,6,17)	0.6—5(5,6)
干 荒 漠	0	0	0
冰 荒 漠	0	0	0
耕地一年生作物	3.5	4—12(6,15,16)	1—5(5,6,15,16)
沼泽湿地	2.5—?(10)	?—11—23.3(6,14)	0.3—4.3(5,14)
湖泊江河	?—0.1(7)	?	0.005—0.12—1.3 (14)
藻类群体的培养 (10 厘米层内)			夏季 10—20(14)
海湾与珊瑚礁	0.04—4(7)	—	0.1—1.3—?
大 陆 架	0.001—0.04(7)	—	0.02—1.33(14)
公 海	3—0.005(7)	—	0.03—0.045(7,14)
上 涌 带	0.005—0.1?(7)	—	0.05—?(14)

a) 1—4 列: [1] 相应于表 10-1。[2] 干物质, 接近一定类型成熟群落的最大近似值的值。参阅 Whittaker, Likens (Whittaker, 1970) 给予的范围。[3] 地表上的叶面积(米<sup>2</sup>/米<sup>2</sup>)的范围。[4] 地表的叶绿素含量(克/米<sup>2</sup>)的范围。

b) 来源(见括弧内): (1) Art 和 Marks(1971); (2) Rodin 与 Bazilevich(1967); (3) Martens (1964); (4) Lieth (1962); Lieth 以及其他(1965); (5) Bray, 在 Lieth 中(1962); (6) Medina 与 Lieth (1963, 1964); Medina 与 San Jose (1970); (7) Whittaker (1970); (8) Lossaint 与 Rapp (1971); (9) Kira 与 Ogawa (1971); (10) Reader (1971); (11) Bandhu (1971); (12) Dennis 与 Tieszen (1971); (13) Vareschi (1953); (14) Aruga 与 Monsi (1963); (15) Kreh (1965); (16) Schultz (1962); (17) Geyger (1964) (第二批文献可能已经引用, 因其有很多的主要来源)。





图 10-1 西雅图生产力图, Lieth (1964) 的第一性生产力图计算机模拟,  
第一次用电子计算机计算绘制的总的世界第一性生产力分布图



的群落中相比较,生物量的变幅,有超过生产力变幅的趋势,而叶面积的范围则趋向一致。变异性大的群落,如果是落叶的则其叶面积指数为3—6,如果是常绿的,可高达8(对于针叶树的针叶为16)。当然,较小的数值发生在干草原、荒漠灌丛与苔原中。较高的数值,则见于特殊的系统中。

叶绿素的含量是与生产力预测最有关的群落特性。这种相关也是不密切的,而且用来预测是靠不住的。叶绿素捕获能量的效率在群落内部和群落之间差异悬殊。我们的经验说明叶绿素含量很少处于最低水平(亦见 Gabrielsen, 1960);有时,叶绿素甚至可以作为防止其它叶片避免过度照射的荫蔽色素。叶绿素含量范围和叶面积指数一样,各群落之间是趋同的;每平方米地表面上具有2—4或6克叶绿素的范围应包括大量较高产的群落,而0.4—2克应包括除极端的环境条件以外的大部分其它群落。和叶面积指数不同,叶绿素可在水生和陆生群落之间进行比较。与陆生群落比较,浮游群落的叶绿素含量是很低的(约1.3到0.05甚至于低到0.005克/米<sup>2</sup>)。

在世界范围内曾考虑过若干其它的群落特性;这些特性包括总第一性生产力(Golley, 1972),营养物库(Rodin与Bazilevich, 1967; Young, 1968; Bazilevich与Rodin, 1971),凋落物的积累(Bray与Gorhan, 1964)与分解的速度(Lieth, 1963; Olson, 1963)以及反照率(albedo)(Bray, 1962)。

## 生产力图的绘制

概括于表10-1中的资料可以用来绘制世界生产力图。在第一次这样的尝试中(见第4章),用对群落生产力的估计校正以农产量和林产量数据补充了当时可得到的第一性生产力的数据,绘制世界生产力图(Lieth, 1964; 也在Duvigneaud, 1967及Reichle, 1970出版)。自该时以来,所绘制的地图中, Bazilevich等(1970)最新世界生产力图,较之他们原先的地图(Rodin与Bazilevich,

1967) 和我们 1964 年地图的总值极其相近。给出了与表 10-1 十分一致的世界生产量数字的 1964 年地图曾用于计算大气圈与生物圈之间的碳交换 (Junge 与 Czeplak, 1968)。

这种地图的第一次尝试有待改进。现在比 1964 年不仅有较多的(有时是更好的)生产力测定值可资利用,而且计算机的使用、在数据的总结、相关与插入以及制图本身等方面都有很大的帮助。有两种生产力图是切实可行的:一种是在生产力实际测定的基础上制图的,另一种是由环境数据预测生产力的基础上制图的。沿用第一种方法所制成的图,实际上是 1964 年生产力图陆地部分的最新版本,最初是作为学生作业由 T. Zaehring 和 B. Berryhill 绘制的。这一成果称为因斯布鲁克生产力图(Innsbruck Productivity Map),因为它第一次在 1971 年奥地利的因斯布鲁克的一个生产力学术讨论会上(Lieth, 1972)发表的,参阅本书表 12—13。从那以后,我们在两个学生 E. Hsiao 与 P. Van Wycke 的协助下,完成了 1964 年生产力图的海洋部分的计算机模拟(图 8-1)。这一海洋生产力与因斯布鲁克生产力图的结合,组成了第一份地球生产力计算机模拟图,西雅图生产力图 (Seattle Productivity Map 1972 年 8 月在西雅图第五届 IBP 全体大会上提出的)见图 10-1。

西雅图生产力图的创制,是将海洋图与其相配的因斯布鲁克生产力图并列于一纸上而制成的。这种套印方法可以用由 E. Box (详见第 13 章)与 R. Lewycky 发展的简易程序去完成。或许西雅图生产力图的修订本,将成为未来的海洋生产力预测的有效模型,以补充陆地模型现有的论述。

在任何景观中,第一性生产力经过短距离就有变化。生产力的这种差异是由地形、有效水分、土壤质量与演替阶段的不同推论出来的。一种后果是必须应用统计方法以取得区域性第一性生产力的平均数。这种性质的第一次评价,是由 Filzer (1951)对中欧的农业生产力作出的。另一后果是需要不同比例尺的生产力图,从全球性的与大陆的,到区域性的,直到可适用于局部土地管理图。最近我们已经制出了北卡罗来纳州区域性生产力的初步评

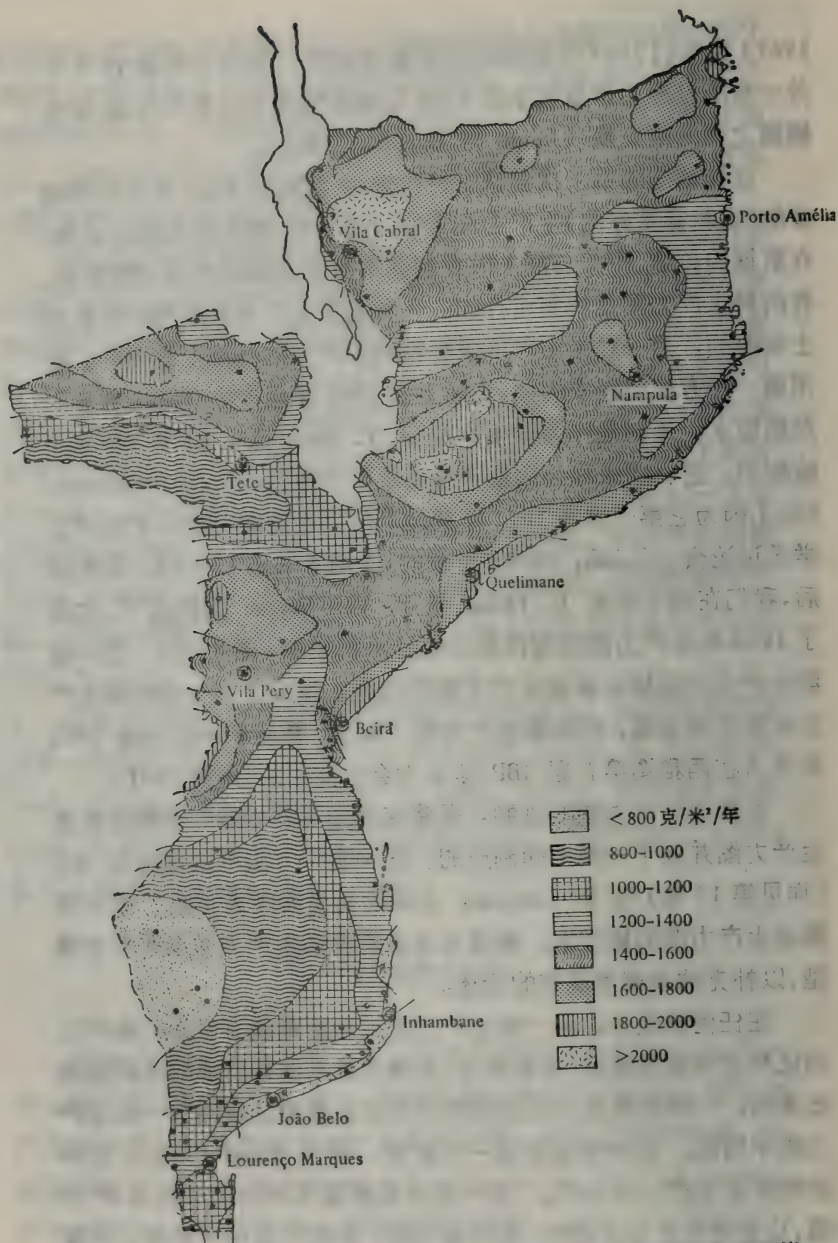


图 10-2 莫桑比克第一性生产力(克/米<sup>2</sup>/年)由 Miami 模型计算出来(参阅第 12 章)(Barreto 与 Soares, 1972)。这张图实质上是一张转化了的降水量图, 降水量几乎在所有的试验站中都是一个限制因素(比例尺: 近似于 1:1000 万)



价 (Whigham 等, 1971; 参阅本书第 6 章)。第 6 章提出北卡罗来纳程序的细节与若干制成的地图。如第 7 章中所论述的, 这一类的地图, 现在已可用于威斯康星 (Stearns 等, 1971)、田纳西 (DeSelm 等, 1971)、纽约以及马萨诸塞 (Art 等, 1971) 各州。

指导土地利用的处理特殊地块生产力的局部地图尚待发展。不能说这些地图或者区域性图, 短期内对美国的土地利用将产生重大影响, 美国有许多人仍认为土地是丰富的。

1950 年我已提出对 1950 年前后有代表性的全世界的估计。世界在加速地变化, 生物圈正受着人类的严重影响而不需要任何强调。本书的最后一章进一步考虑了人类与生物圈关系的远景。只要在 1980 年或 1990 年不再用现在应用的方法去划分植被类型就感到满意了; 世界第一性生产量肯定将发生变化。通过环境相关以及如第 12 章中所探讨的 Miami 模型图所制作模型, 可能是更加恰当地表现出大面积天然植被已经或将被取代的潜在生产力。作为这种方法的一个例证, 就是图 10-2 提出的莫桑比克图 (Barreto 与 Soares, 1972)。在第 7 章中所说明的其它实例, 就是用于建立美国生产力模式的蒸散作用的模型。最后, 我怀着这样的希望, 那就是现实的和潜在的生产量的差异, 不致于大到威胁人类和生物圈的程度。

【周重光译】

## 第 11 章 热带陆地生态系统中的 净第一性生产力

Peter G. Murphy

从低地常绿雨林到高山苔原, 热带纬度以内的陆地生态系统的变异超过了地球上任何其他地区。我们对于热带生态系统净第一性生产力 (NPP) 的知识, 一定被描述成了零星片断。受到不同程度的降水与干扰影响的各种类型样地的可用资料是寥寥无几的。

已发表的有机生产力资料广泛分散在文献中。因此近期对于综述和总结这种资料的努力, 备受欢迎。在全世界的基础上, 论述生产力的杰出著作, 有 Odum 与 Odum (1959)、Pearsall (1959)、Lieth (1962)、Westlake (1963)、Rodin 与 Bazilevich (1967)、Art 与 Marks (1971)、Jordan (1971a) 与 Lieth (1972, 1973) 撰写的。热带生态系统中的生产力已由 Golley (1972), Golley 与 Lieth (1972) 以及 Golley 与 Misra (1972) 加以综述。其它论文涉及到热带特殊地区的有: 印度 (Misra, 1972), 尼日利亚 (Hopkins, 1962) 以及西太平洋地区 (Kira 与 Shidei, 1967)。由 Bourlière 与 Hadley (1970) 撰写的关于热带稀树草原生态学的论文, 对于热带生态系统的重要类型, 评述了生产力数据。

本章的目的是介绍和总结有关热带陆地生态系统年净第一性生产力 (NPP) 的可用数据, 包括最近搜集于早期论著中的资料。

### 可 用 的 数 据

表 11-1 包含各种热带生态系统中有关净第一性生产力的数

据。应当强调指出,又包括表内的热带生态系统的每一类型,是由大量差异性的亚类型组成的。例如,热带草原由于局部的条件从裸露土壤和清晰可见的矮小而稀疏的草本群落,到高大而稠密的群落有不同的变化。由于生态系统类型内部的变异,为了更确切的阐明其数据,对每个净第一性生产力的数值,均应同时列出所取得的立地条件资料。表格内除了年降水量和由降水量模式(当数据可取得或能估算时)所规定的生长季节的近似长度,还包括地理位置。

表11-1中总的净第一性生产力(NPP)的估算,是以不同测定方法为基础的。在许多情况下,总的净第一性生产力(地上部分与地下部分)必须从总的某种组成成分的资料进行估算,如草原中地上部分净第一性生产力与森林中的叶凋落物生产量。用以调整原始数据以取得总的净第一性生产力的因子,在表11-1的脚注中说明。

## 草原 (grassland)

草原净第一性生产力,依据年总降水量及其季节分布而有大量的变异。Walter(1954)证明年降雨量在100—600毫米范围内的西南非洲,干旱及半干旱荒漠与草原地区有效水分与地上生产力之间具有直接关系。在某些地理区域,如印度,长达9个月之久的干季,大大地限制了生长季节,同时也限制了年净第一性生产力。

图11-1指明了印度、澳大利亚与非洲热带草原总年降雨量与总年净第一性生产力之间的关系。在热带草原中,大部分已发表的热带草原生产力报告,是以重复样地定期收获地上部分为依据的,但不包括地下部分。Varshney(1972)报道,在印度 Varanasi 附近的草原,其地下部分占总净第一性生产力的40%。由于缺乏更多的资料,Varshney 的数值,就被假定为热带草原的代表值,关于调整后的地上净第一性生产力的数据则列入表11-1和图11-1中。由图11-1可明显地看出在年降雨量少于700毫米的生境中,草原



表 11-1 热带陆地生态系统中总的净第一性生产力(烘干)<sup>a),b)</sup>

生 态 系 统	位 置	大约的 生长季节 (日数)	年降雨量 (毫米)	总年净第 一性生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	参 考 文 献
(荒漠)	(西南非洲)	—	155	200*	Walter (1954)
双花草 ( <i>Dichanthium annulatum</i> ) 占优势的草原	印度, Varanasi 25°18'N, 83°1'E	120	725	1420	Ambasht 等(1972)
双花草 ( <i>Dichanthium annulatum</i> ) 占优势的草原(停牧1年)	印度, Varanasi 25°18'N, 83°1'E	120	725	1060	Choudhary (1972)
双花草 ( <i>Dichanthium annulatum</i> ) 占优势的草原(停牧3年)	印度, Varanasi 25°18'N, 83°1'E	120	725	650**	Choudhary (1972)
(草原)	印度, Varinasi 25°18'N, 83°1'E	120	725	790*	Singh (1968)
扭黄茅 ( <i>Heteropogon contortus</i> ) 占优势的草原	印度的 Chakia, Varinasi 25°18'N, 83°1'E	150	1000	3810	Ambasht 等(1972)
稷 ( <i>Panicum miliare</i> ) 占优势的重要杂草草原	印度的 Kurukshetra 29°58'N, 76°50'E	120	770	2980	Singh 与 Yadava (1972)
(草原)	印度, Jodhpur 26°15'N, 73°3'E	90	289	180*	Gupta 等(1972)
扭黄茅 ( <i>Heteropogon contortus</i> ) 占优势的草原	印度, Delhi 28°54'N, 77°13'E	120	800	1330*	Varshney (1972)
(草原)	印度, Udaipur 24°32'N, 73°25'E	90	627	300*	Vyas 等(1972)
(草原)	西南非洲	—	360	520*	Walter (1954)
须芒草 ( <i>Andropogon</i> sp.) 占优势的草原	南非, Pretoria 25°43'S, 28°16'E	—	607	150*	Bourlière 与 Hadley (1970)



续表11-1

生 态 系 统	位 置	大约的 生长季节 (日数)	年降雨量 (毫米)	总年净第一 性生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	参 考 文 献
决明 ( <i>Cassia tora</i> ) 占优势的热带稀树草原	乍得, Tebede. 17°N, 19°E (近似)	40	320	530*	Gillet (1967)
荩草 ( <i>Themeda</i> sp.) 与扭黄茅 ( <i>Heteropogon</i> sp.) 占优势的热带稀 树草原	罗得西亚, Matopos, 17°50'S, 29°30'E	—	650	230*	Bourlière 与 Hadley (1970)(West 的资料)
热带稀树草原(高草)	坦桑尼亚, Serengeti 6°48'S, 33°58'E	—	700	870*	Bourlière 与 Hadley (1970) (Verschuren 资料)
荩草 ( <i>Themeda</i> sp.) 与扭黄茅 ( <i>Heteropogon</i> sp.) 占优势的热带稀 树草原	Kivu, Albert Park	—	860	800*	Bourlière 与 Hadley (1970) (Verschuren 资料)
白茅 ( <i>Imperata</i> sp.) 占优势的热带稀树草原	Kivu, Albert Park	—	860	2920*	Bourlière 与 Hadley (1970) (Verschuren 资料)
<i>Trachypogon</i> sp. 占优势的热带稀树草原	委内瑞拉的 Llanos	130	1300	530*	Blydenstein (1962)
热带稀树草原(派生的)	哥斯达黎加 10°30'N, 84°30'W	—	2044	2320*	Daubeamire (1972)
扭黄茅 ( <i>Heteropogon contortus</i> ) 占优势的热带稀树草原(灌溉的)	印度, Jhansi, 25°29'N, 78°32'E,	—	—	3400	印度森林与草原研究 所年度报告(1969)
木荷 ( <i>Schima</i> sp.) 占优势的热带稀树草原(灌溉的)	印度, Jhansi, 25°29'N, 78°32'E	—	—	4900	印度森林与草原研究 所年度报告(1969)
干落叶林	印度: Varanasi 25°18'N, 83°1'E,	120	1040	1550	Bandhu (1971)



季 相 林	象牙海岸, 5°N, 5°W (近似)	—	1500	1340	Müller (1965)
混交旱生林	尼日利亚, Ibadan 7°26'N, 3°48'E	—	1230	1140\$	Madge (1965)
热带阔叶草原落叶林	委内瑞拉, Calabozo 平原 8°48'N, 67°27'W	—	1200	2460\$	Medina 与 Zelwer (1972)
雨 林	泰国, 7°35'N, 99°00'E	365	72000	2860	Kira 等(1967)
山区(1460米)雨林	爪哇, Tjibodas 7°S, 107°E (近似)	365	72000	2430\$	Wanner (1970)
低 地 雨 林	沙捞越 3°N, 112°E (近似)	365	3800	3210\$	Wanner (1970)
雨 林	象牙海岸 5°N, 5°W (近似)	365	—	2460\$	Bernhard-Reversat 等(1972)
雨 林	加纳 8°N, 2°W (近似)	365	—	2430	Nye (1961)
雨 林	刚果 3°S, 13°48'E	365	—	3150	Bartholomew 等(1953)
雨 林	巴西 Manaus 3°01'S, 60°0'W	365	1800	1680\$	Klinge (1968)
常绿云雾林(1000米)	委内瑞拉 Rancho Grande, 5°N, 65°W(近似)	365	1750	2340\$	Medina 与 Zelwer (1972)
<i>Dacryodes excelsa</i> 占优势的山区(500米)雨林	波多黎哥, El Verde 18°N, 66°W (近似)	365	3800	1030	Jordan (1971b)
<i>Dacryodes excelsa</i> 占优势的山区(500米)雨林	波多黎哥, El Verde 18°N, 66°W (近似)	365	3800	1230†	H. T. Odum 与 Jordan (1970) 及 Odum (1970)
山区演替雨林	波多黎哥, El Verde, 18°N, 66°W (近似)	365	3800	540†	Jordan (1971b)

续表11-1

生 态 系 统	位 置	大约的 生长季节 (日数)	年降雨量 (毫米)	总年净第一 性生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	参 考 文 献
<i>Goethalsia meiantha</i> 占优势的山区雨林	哥斯达黎加 10°30'N, 84°30'W	365	—	350	(这是纯生态系统产量) Lemon 等(1970)
<i>Oxytenanthera albociliata</i> 占优势的季雨林中的竹林	缅甸 23°N, 95°E (近似)	—	—	2780†	Rozanov 与 Rozanov (1964)
<i>Dendrocalamus brandisii</i> 占优势的雨林中的竹子丛林	缅甸 23°N, 95°E (近似)	—	—	2300†	Rozanov 与 Rozanov (1964)
<i>Dendrocalamus strictus</i> 占优势的竹子丛林	缅甸 23°N, 95°E (近似)	—	—	1530†	Rozanov 与 Rozanov (1964)
<i>Rhizophora mangle</i> 占优势的红树林	波多黎哥 18°N, 67°W (近似)	365	—	930†	Golley 等(1962)

a) 就原来数据进行修订,用以下符号标示:

\* 包括未测定的地下部分估算为 40%(根据 Varshney 的资料,1972);

\*\* 包括未测定的地下部分估算为 52%(根据 Choudhary 的资料,1972);

† 包括未测定的地下部分估算为 30%;

‡ 根据全部或部分的 CO<sub>2</sub> 交换率;

§ 用叶年枯落量或年枯落的呼吸乘 3 估算之(根据 Bray 与 Gorham 提供的资料,1964)。这些估算数字,可能高些,因为在某些

情况下,枯落物样品中包含有小枝。

b) OD 烘干重估算为鲜重的 50%。

的生产力是低的。最低数值的报道,是在印度的 Jodhpur 草原,其生产力为 40 克/米<sup>2</sup>/年,在干旱的年份,其降雨量总共为 92.7 毫米 (Gupta 等, 1972)。在年降雨量为 700—1000 毫米的生境中,总年净第一性生产力为 650—3810 克/米<sup>2</sup>/年。在降雨量相差不大的范围内,而净第一性生产力有大的差异,则与任一因子或其综合因子有关,这些因子是:降雨量的周期性、蒸散作用的速度、土壤渗透性与肥力、植物种的特性和放牧强度等。对于非灌溉草原已发表的资料,其最大的生境值为 3810 克/米<sup>2</sup>/年,是在印度 Varanasi 附近,处于演替而又占优势的扭黄茅 (*Heteropogon contortus*) 的草原中测得的;据统计年降雨量超过 1000 毫米,大部分分布于三个月内 (Ambasht 等, 1972)。这个异常高产的草原,当停止放牧时,就长得稠密而又高(>1.5 米)大 (Ambasht, 未刊稿)。在印度的很多地区,降雨量高,木本的散生群落或森林就成为演替的终点,但由于放牧的强度或其他干扰而仍保持着草原,这类演替中的草原,似乎是最高产的,根据 11 个有代表性的样地,热带草原平均总年净第一性生产力估算为 1080 克/米<sup>2</sup>/年。

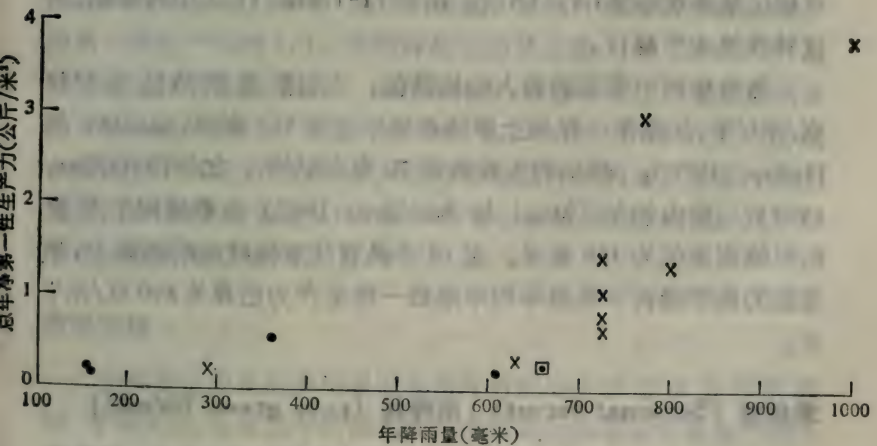


图 11-1 年降雨量与热带草原总年净第一性生产力(干物质)的关系。● 非洲; × 印度; □ 澳大利亚



## 稀树干草原 (Savanna)

Bourlière 与 Hadley(1970) 对热带稀树干草原的定义是“……一个热带群系,其草本层占重要地位,连绵无际,但常为乔、灌木所中断;而草本层,常遭火烧,其主要生长模式 (Growth patterns),则与交替的干湿季节密切关联。”图 11-2 绘制出总的年净第一性生产力,作为印度、委内瑞拉、哥斯达黎加和非洲热带稀树干草原年降雨量的函数。图 11-2 中所指出的,热带稀树干草原可以存在于年降雨量和某些草原同样少的地区。在印度 Jhansi 两个热带稀树干草原地区,引人注意的是灌溉的影响,在图 11-2 中,尤为明显。在印度,灌溉的热带稀树干草原的生产力是 3—4 倍于非灌溉地区。

在草原的情况下,总的净第一性生产力,是由地上生产力的数据而估算的。因为热带稀树干草原大部分生产力的估算,是以最高现存量 (Peak standing crop) 的测定为基础的 (不包括树木),总的净第一性生产力的估算肯定是低的。Mathews 与 Westlake (1969) 指出,实际的净第一性生产力,在具有高周转率的群落中,可超过最高现存量 1.5—3.5 倍。在表 11-1 和图 11-2 中的数据,对这种误差未予修订。

热带稀树干草原的最大生境数值,不包括灌溉地区是 2920 克/米<sup>2</sup>/年,如刚果一样地上年降水量平均为 860 毫米 (Bourlière 与 Hadley, 1970)。最小的生境数值 70 克/米<sup>2</sup>/年,如乍得 (Gillet, 1967) 与塞内加尔 (Morel 与 Bourlière, 1962) 热带稀树干草原的年降雨量仅为 300 毫米。在 19 个具有代表性样地的基础上,非灌溉的热带稀树干草原平均年净第一性生产力估算为 890 克/米<sup>2</sup>/年。

## 季相林 (Seasonal forest) [雨绿林 (rain green forest)]

森林呈现出明显的季节性,诸如落叶和暂时停止生长,在季节性干旱和比较湿润时期相互交替的热带,随处可见。某一林分中

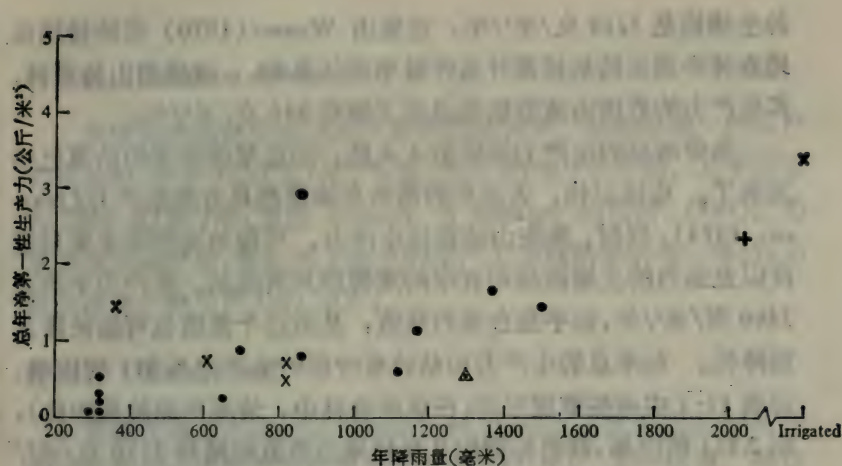


图 11-2 热带稀树干草原中年降雨量与总年净第一性生产力间的关系。

● 非洲； × 印度； + 哥斯达黎加； △ 委内瑞拉

的全部树种或几个树种，能否显示出季节的特性，则取决于干燥期持续的时间。

森林生产力曾分别地进行相关关系的估算，如年枯枝落叶量 (litter fall)、年落叶量 (leaf fall) 与枯枝落叶层的呼吸率等。根据 Bray 与 Gorham (1964) 提供的数据，年落叶量被认为是总的年净第一性生产量的  $1/3$ 。季相林最低的数值是  $1140 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ ，这是根据尼日利亚的 Ibadan 地方森林中，就落叶枯枝产量估算出来的 (Madge, 1965)。根据 Medina 与 Zelwer (1972) 在委内瑞拉卡拉博索平原的热带稀树干草原中小块落叶林内对枯枝落叶层的测定，最大的生境值是  $2460 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。仅根据四块样地，其平均净第一性生产力是  $1620 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。

## 常绿雨林

全年接受丰富的降雨量而在落叶方面缺少明显季节性的森林，平均来说，量是迄今所测到的热带陆地生态系统中最高产的一类森林。这类森林，聚生在低地到山地的类型中。其总的年净第一性生产力，根据 9 块代表性的样地，平均为  $2400 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。最大

的生境值是 3210 克/米<sup>2</sup>/年, 这是由 Wanner(1970) 在沙撈越低地森林中测定的枯枝落叶层呼吸率而估算的。演替的山地雨林, 其生产力的范围由该数值而迅速下降到 540 克/米<sup>2</sup>/年。

热带雨林的生产力特别引人入胜, 而且某些很高的估算已经发表了。应该记住, 大面积的热带灰壤显然具有低生产力(Janzen, 1974), 同时, 某些山地森林生产力, 可能为高的降水量与湿度以及强烈的土壤淋溶和有限的蒸腾作用所限制。生产力平均达 2400 克/米<sup>2</sup>/年, 似乎是合理的数值, 甚至这个数值也可能被修正而降低。如果总的生产力和枯枝落叶层的生产力为 3:1 的比率, 对表 11-1 中某些数值过高(在这些森林中, 情况可能就是如此), 则 2.5:1 的比率, 就将相同的 9 块样地的数值缩减到 2170 克/米<sup>2</sup>/年。应用 2:1 的比率, 就缩减平均值到 1960 克/米<sup>2</sup>/年; 在该组中再加二块山区样地, 则共计为 11 块样地, 其平均值为 2120 克/米<sup>2</sup>/年, 而高的比值为 3:1, 如比值为 2.5:1, 则平均值为 1930 克/米<sup>2</sup>/年。Brünig(1974) 估算地上部分为 2100 克/米<sup>2</sup>/年。更精确的平均值不仅取决于可靠的测定, 也取决于有关地区不同生产力的不同雨林种类的重量。

两项研究曾经力求测定热带雨林的整个新陈代谢过程。H. T. Odum 与 Jordam(1970) 在波多黎哥低山区雨林中测定了 CO<sub>2</sub> 交换率。他们估算出总的每天呼吸值为 16.4 克碳/米<sup>2</sup>。生态系统被认为接近于稳定状态, 所以假定总的光合作用总量等于总呼吸值。在总的光合量中减去自养呼吸量估算出净第一性生产力为 1230 克/米<sup>2</sup>/年。其数值与 Jordan(1971b) 在同一生境中由分别度量方法所取得的数值 1030 克/米<sup>2</sup>/年相当一致。在波多黎哥相同地中某种三年生的演替雨林, 其总的年净第一性生产力为 540 克/米<sup>2</sup>/年(Jordan, 1971b)。Lemon 等(1970)在哥斯达黎加 50 年生的雨林中, 测定 CO<sub>2</sub> 交换率得出净生态系统生产量等于 350 克/米<sup>2</sup>/年, 表明光合作用总量与总呼吸作用的比值, 在该特定的生态系统中大于 1。



## 竹丛林 (Bamboo brake)

在缅甸的森林空地里的三种竹类丛林中, 总的净第一性生产力是高的, 介于  $1530 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  到  $2780 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  之间, 其平均值为  $2200 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  (根据 Rozanov 与 Rozanov 的资料, 1964)。为取得这些估计值, 假定地上部分的生产力为被测量的唯一部分, 它占总净第一性生产力的 70%。

## 红树林 (Mangrove)

在波多黎哥东南部以 *Rhizophora mangle* 占优势的生态系统的总的净第一性生产力估算为  $930 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。这一估算, 是以 Golley 等 (1962) 所报道的  $\text{CO}_2$  交换率为依据的。

## 总 结

图 11-3 概括了热带陆地生态系统中净第一性生产力的比率。生产力的平均水平变动范围很广, 从荒漠的  $200 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  到常绿雨林的  $2000-2400 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。净第一性生产力值在若干生态系统的类型中, 表现出广泛的范围, 特别是热带稀树干草原、草原与常绿雨林, 可能部分地表现出测定净第一性生产力所应用的不同方法所造成的结果。但这种差异, 也反映出广泛变化的群落汇集于极为一般的类型中。当更多的数据可资利用时, 这些一般的类型, 将被划分为更有意义的亚类型。尽管如此, 可用的数据足以确定为确定各种热带陆地生态系统净第一性生产力的数量级提供一个概念。

在不同气候区的生态系统之间, 对净第一性生产力进行比较是困难的, 但可以看出热带生态系统在年生产力方面, 比温带的更高产。热带森林从整体说, 平均年净第一性生产力为  $2160 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ , 超过温带林平均的  $1300 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ , 为它的 1.7 倍; 北方针叶林, 平均仅为  $800 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ , 为它的 2.7 倍。热带草原(多数是在

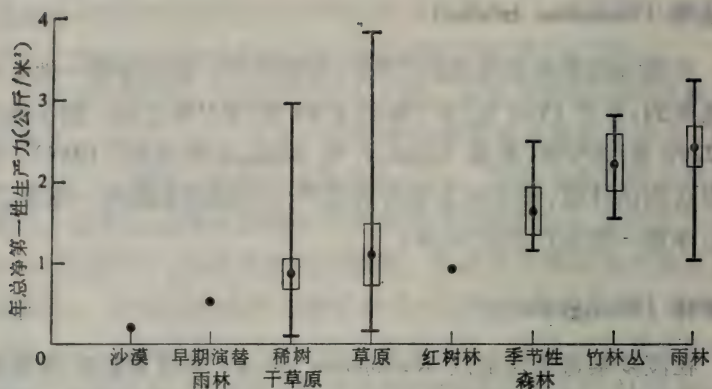


图 11-3 热带不同生态系统中平均年净第一性生产力(干物质)。

● 平均(或个体值); — 范围; □ 平均标准误差

森林气候中的净第一性生产力, 平均为  $1800 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ , 超过温带草原平均  $500 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ , 并为它的 2.2 倍。热带稀树干草原的平均净第一性生产力( $890 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ ), 可以更直接和温带草原比较, 它是后者的 1.8 倍。净第一性生产力的温带比率的估算, 是 Whittaker 与 Likens 所完成的工作, 并引用于 Whittaker 与 Woodwell (1971) 的著作中。净第一性生产力与环境参数之间相关性的进一步讨论将在第12章内进行。

[周重光译]

## 第四篇

# 应用第一性生产力的知识



关于测定世界生产力模式的动机,在有关的科学工作者们中间是不尽相同的。为生态系统的研究提供基准是其一,揭露生产力与环境因子间的关系是其二,研究人类对生产物质的利用则是另一动机。这部分共四章,说明生产力资料的应用。我们对这类实例的选择是偏狭的,而且是从我们自己的利益作出抉择的。

第 12 章和第 13 章涉及到世界生产力的模拟和计算机估算。这种类型的模型首先是基于生产力和环境参数的相关,继而利用环境因子预测地区生产力,然后将总生产力显示在生产力模式图上,再把图集成地理区域生产力和世界生产力。由 Lieth 提出的这种类型的第一张图已得到广泛的流传(见 12 章后面的文献);我们希望它的说明将鼓励其他的人应用这种有效方法。

第 14 章涉及到同化物转移到化学和结构范畴,以及这种转移对于进化研究和关于生态系统理论参考的应用。应当认为这一章是对未研究的设想。未来在这方面的研究,很可能将揭示生态系统来说现在还未认识到的对生态系统最大和最佳原则。

第 15 章总结全球生产力模式以及联系这种模式考虑人类对它的利用。对于人类来说没有什么比供养人类的生产力达到充足程度更为重要的了。虽然人类就整体而言食物缺乏是一个事实,但仅可供人类需要的食物热量比(ratio of food calories)不足就说明了这个问题。食物组成,特别是蛋白质含量可能是决定性的。况且根本问题不在于现有食物与需要食物的比率,而是比率的趋势,以及是文明人类稳定性的更深刻的问题。人类若能实现人口稳定,生物圈的科学管理对于为人类提供食物将是必要的。因此对生物圈的认识将成为这种管理的必要基础。我们愿意期望,尽管有令人沮丧的征象,对地球生命层的明智和保养性的管理将有一天会实现,正像我们在这里所概述的那样,关于生命层生产力的这种知识对此能够有所贡献。

[赵惠勋译]

## 第 12 章 世界第一性生产力的模拟

Helmut Lieth

能流、营养物质流的大量问题以及它们与群落结构和收获潜力的关系,使第一性生产力成为引人入胜的问题。生产力与植被特征的相关,以及农业潜力和文化发展的环境状况,已创造了另外的趣味。本章着重指出这一事实,评定第一性生产力是费时费钱的过程。有些情况下,直接测定现时生产力,甚至在逻辑上是不可能的。在这种情况下,人们便倾向于探索估测任一地区生产能力的间接方法。对这项任务最可行的途径是精心设计模型,这种模型从全世界以合理的密度测定的环境参数预测生产力。

我们提出并讨论建立这种预测模型的三种不同尝试。第一种模型用年降水量和年平均温度预测生产力。这种模型于 1971 年在迈阿密讨论会上首先提出,并以概括的形式作为迈阿密模型公布 (Lieth, 1972b, 1973)。本章将详细叙述这种模型的发展。

第二种模型用实际年蒸散量预测生产力。1972 年于蒙特利尔举行的第 22 届国际地理学大会,在纪念 C. W. Thornthwaite 的讨论会上提出这种模型。运用多种资料库 (data pool) 制成几张图。这一组模型和图叫做蒙特利尔模型,后来改称为 C. W. Thornthwaite 纪念模型,发表在 Lieth 和 Box 的报告中(1972)。

第三种方法,运用了生长期与生产力的相关,是由 Gessner (1959)和 Lieth(1962, 1965b)以前所提出的。

### 迈阿密模型: 用年降水量和年平均 温度预测的第一性生产力

正像已经说过的那样,第一性生产力受若干环境条件的制约,陆地上首先是温度和有效水分。如果人们在这些因子与第一性生

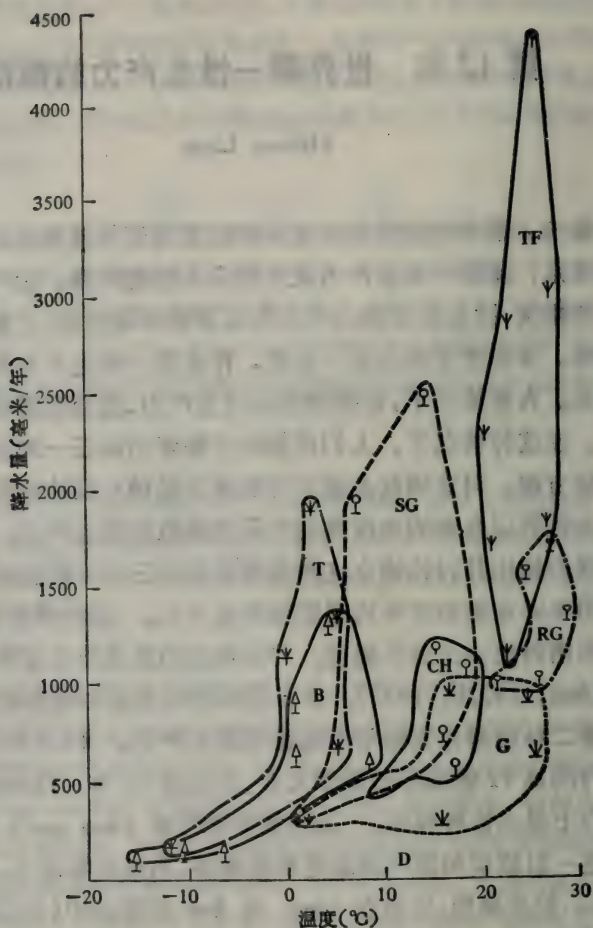


图 12-1 温度、降水量和植被群系级关系的图象模型。由 Lieth 修改(1956)。横坐标: 年平均温度、摄氏; 纵坐标: 年平均降水量、毫米; 曲线圈定的气象站与植被类型相符。用(—)围起的是常绿植物类型: B. 北方森林; CH. 常绿阔叶灌丛; TF. 热带雨林; 用(.....)围起的是季绿 (Seasonally green) 植被类型: T. 苔原; SG. 夏绿 (落叶)林; RG. 雨绿 (raingreen) 林; G. 草原; D. 荒漠和半荒漠

产力之间能建立有效的相关模型, 气象记录的世界资料库就可以被利用。降水、温度和植被类型间的关系, 前几年已被证明(Lieth, 1956; Lieth 和 Zauner, 1957)。植被类型关于年降水量和温度



部分一致,是因为其它因子(营养物和其它土壤特征、火灾、大陆度、植被区系历史)的作用也可能影响生产力。另外的研究(Lieth, 1961—1968)确定了降水和温度对第一性生产力的影响,合乎逻辑的途径是用这些作用作为主要因子开始建立模型。为了建立全世界范围的陆地生产力的模型,需要如下的资料和模型。

1. 与关心的环境参数相匹配的一组典型的生产力资料。
2. 将各个环境参数的数值变换成生产力值的模型。
3. 环境资料点分布适当和均匀的计算机图。
4. 对地图上各资料点由每一环境参数综合模型输出的信息

系统。

第四步产生了从我们利用的环境参数预测世界第一性生产力地图模型。此图可与由其它信息绘制的生产力图作比较。

## 生产力资料的处理

以选择与附近气象站的年平均温度和平均年总降水量相匹配的生产力资料,我们模拟的实行是以表 12-1 编纂的资料为依据的。生产力资料引自近期发表的文献,大部分资料我们未曾用于较早期的评价。气象资料引自我们的《世界气候图集》(Walter 和 Lieth, 1960—1967)。我们把北半球划分成四个条带,每一条带都是从冻原带到热带:(1)北美和南美,(2)欧洲和非洲,(3)苏联和小亚细亚,(4)东亚和东南亚。再加上从西南非起的第五个地区以检验以前的假设。资料点的地理分布见图 12-2。我们曾试图从表 12-1 中建立相关模型,用降水量和温度预测第一性生产力(见图 12-3 和 12-4)。

## 温度和降水量对生产力的相关模型

最早的一对模型与 T. Wolaver 合作提出(Lieth, 1972)。并由 E. Box 排除极值而更加完善,其结果见图 12-3 和 12-4。

图 12-3a 和 12-3b 表示年平均温度和生产力之间的关系。图 12-3a 数据和曲线是对资料集用最小二乘法计算的。图 12-3b 中

表 12-1 为模拟与气候关系所选择的生产力资料<sup>a)</sup>

1	2	3	4	5	6
站 名	气候图 号数	年平均 温度 (°C)	年平均 降水量 (毫米)	总年干物质 生产力 <sup>b)</sup> (克/米 <sup>2</sup> )	来 源
地 区 I					
1. 巴罗	补充页	-12.2	104	100—450	Lieth (1962)
2. 克霍拉 (Kchora)	401 030	2.3	641	710	Reader (1971)
3. 克霍拉	401 030	2.3	641	990	Reader (1971)
4. 克霍拉	401 030	2.3	641	1629	Reader (1971)
5. 诺克斯维尔	401 305	15.2	1156	2408	Whittaker 和 Woodwell(1970)
6. 新伯恩	401 312	17.5	1409	1280	Nemeth (1971)
7. 罗利	401 313	15.5	1145	1900	Wells 和 Lieth (1970)
8. 科威塔 (Coweeta)/ N. C.	—	12.2	1800	1203	Whittaker 和 Woodwell(1970)
9. 艾温科斯 Iuncos/P.R.	403 007	24.8	1697	1033*	Jordan (1971)
10. 奥萨/C.R.	—	25.0	4500	1067*	Ewel (1971a)
11. 达里安/R.P.	—	27.0	2000	2106*	Ewel (1971b)
12. 卡拉博索/V. A)	505 075	27.1	1334	1100	Medina (1970)
地 区 II					
1. 阿比斯库	107 497	-1.0	267	450*	Lieth (1962)
2. 隆德	105 088	7.3	616	1560	Art 和 Marks (1971)
3. 斯厄堡格 (Søborg)	105 102	7.5	585	1350	Lieth (1962)
4. 吉姆布诺尔斯 (Gembloers)	103 317	9.2	816	1440	Art 和 Marks (1971)
5. 海尔布隆	106 100	9.7	675	1350	Lieth (1962)
6. 海尔布隆	106 100	9.7	675	1270	Lieth (1962)
7. 穆尔哈特 (Murrhardt)	106 305	8.2	951	2300	Lieth 等(1965)
8. 罗尔哈 (Lorch)	106 475	7.4	823	880	Lieth (1962)
9. 内德林根	106 325	7.9	634	830	Lieth (1962)
10. 内德林根	106 325	7.9	634	1050	Lieth (1962)
11. 维利卡 (Wielicka)	106 385	7.8	686	1017	Walter (1968)
12. 卢泽恩	107 225	8.6	1121	980	Art 和 Marks (1971)
13. 邦达耶 (Bondaye)	303 510	26.5	1633	1340	Walter (1968)
地 区 III					
1. 阿尔汉格尔斯克 (Archangelsk)	110 218	0.4	466	560	Drozдов (1971)
2. 奥涅加	110 217	0.9	497	600	Drozдов (1971)

(续表 12-1)

3. 沃洛格达	110 239	2.4	288	600	Drozlov (1971)
4. 韦尔斯克 (Velsk)	110 255	-1.5	519	790	Drozlov (1971)
5. 波雷兹科耶 (Porezkoje)	110 178	3.4	508	900	Drozlov (1971)
6. 布里昂斯克 (Briansk)	110 082	4.7	469	1100	Drozlov (1971)
7. 基辅	110 039	6.8	528	840	Drozlov (1971)
8. 沃罗涅日	110 083	5.6	480	720	Drozlov (1971)
9. 库尔斯克	110 081	5.2	564	810	Drozlov (1971)
10. 纳曼干	111 037	13.4	188	1040	Drozlov (1971)
11. 罗西德斯特文斯克耶 (Roshdestvenskoje)	111 078	3.6	135	870	Drozlov (1971)
12. 科克伯特基 (Kokpetky)	111 077	1.5	272	1030	Drozlov (1971)
13. 维奇恩巴斯昆恰克 (Vechnbaskuntschak)	111 051	7.7	254	380	Drozlov (1971)
14. 捷尔梅兹	111 012	17.3	183	430	Drozlov (1971)
15. 阿拉斯科耶摩 (Aralskoje More)	111 058	6.6	102	120	Drozlov (1971)
16. 塞莱米亚 (Selemiya)	201 086	16.7	346	240	Drozlov (1971)
17. 帕尔米拉	201 065	19.1	131	70	Drozlov (1971)
地 区 IV					
1. 基吉里亚卡米斯 (Kigiljaka Mys)	111 403	-14.2	94	100	Drozlov (1971)
2. 马尔科涅 (Markovo)	111 350	-9.4	200	250	Drozlov (1971)
3. 熊谷	206 154	13.3	1335	1540	Art 和 Marks (1971)
4. 熊谷	206 154	13.3	1335	1075	Art 和 Marks (1971)
5. 熊谷	206 154	13.3	1335	3100	Art 和 Marks (1971)
6. 京都	206 132	13.8	1600	1500	Art 和 Marks (1971)
7. 京都	206 132	13.8	1600	3530	Art 和 Marks (1971)
8. 京都	206 132	13.8	1600	2500	Art 和 Marks (1971)
9. 占托布利 (Chantoburi)	205 055	27.2	3235	2850	Kira 和 Ogawa (1969)
10. 那空沙温 (Nakorn Sawan)	205 116	28.2	1222	2860	Kira 和 Ogawa (1969)
11. 布伊藤左尔格 (Buitenzorg)	207 005	25.0	4117	3275*	Lieth (1962)

a) 纵列 1-6: [1] 气象站名。所应用的 Calabozo 值不同于气候图。[2] 气候图号数, 取自 Walter-Lieth 的世界气候图集 (1960—1967)。小横表示图集无此图, 第 3 列和第 4 列的数字或是作者引自第 5 列或是引自美国气象局。[3] 年平均温度是图中提供的。[4] 年降水总量也是图提供的。[5] 生产力数字是作者 [6] 提出的。

b) 星号 \* 表示进一步计算是必要的。

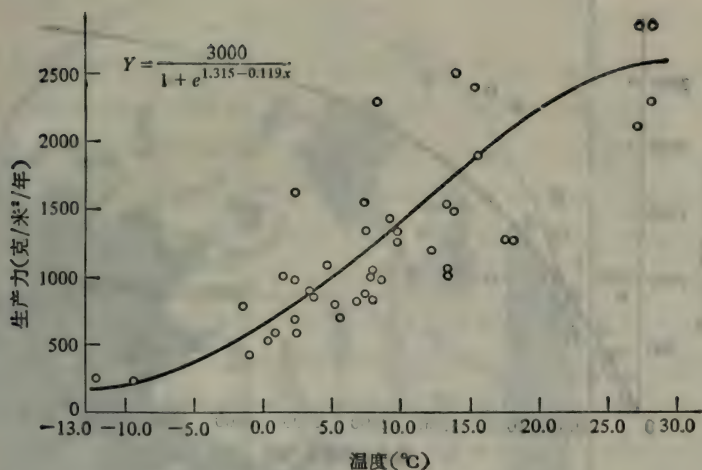




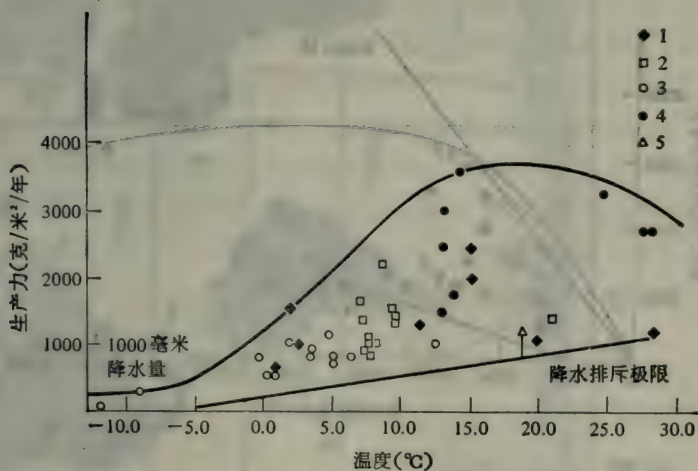
图 12-2 构成我们生产力模型的 52 个资料点位置。  
地区号和位置均引自表 12-1 资料集

表示两条曲线和五个条带中每一条带的代表性资料。图上面曲线是用 Nyquist 分析绘制的最适条件曲线,温度线段包括极值在内。下面的曲线是任意选择的降水排斥曲线 (precipitation exclusion curve); 我们根据温度考虑从  $-10^{\circ}\text{C}$  和 0 毫米降水量及  $25^{\circ}\text{C}$  和 1000 毫米降水量消去了排斥曲线下的所有数值。Nyquist 曲线指出(对现有材料)  $25^{\circ}\text{C}$  左右出现最大生产力。但在图 12-3 中最大生产力出现在  $13^{\circ}\text{C}$  左右。这一数值代表幼龄的生长健壮的日本人工林,可能不是指这个地区正常生长的顶极植被。对生产力而言,最适温度为  $15-25^{\circ}\text{C}$ 。与光合作用适宜温度范围相一致。需要来自潮湿热带的更多资料以便确定第一性生产力的最佳温度。

在图 12-3b 中,两条曲线之间的数值用以计算温度和生产力之间的关系,假定大面积平均生产力不超过  $3 \text{ 公斤/米}^2/\text{年}$ ,而且



(a)



(b)

图 12-3 净第一性生产力与年平均温度。(a) 由表 12-1 数据排除极端值后计算得来的方程式。(b) 表 12-1 中各地区资料点分布模式。横轴：温度、摄氏；纵轴：每年每平方米生产的克净干物质。详见正文

曲线呈 S 型。第一个假定是从我们收集的生产力值 (productivity value) 推导出来的 (见 Lieth, 1962—1974b)。第二个论点是由

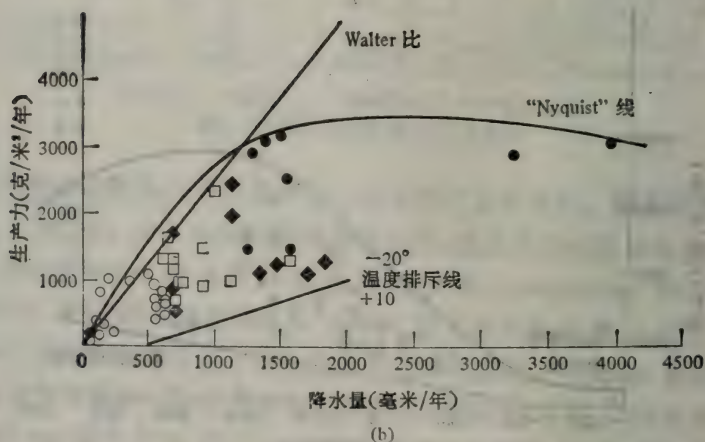
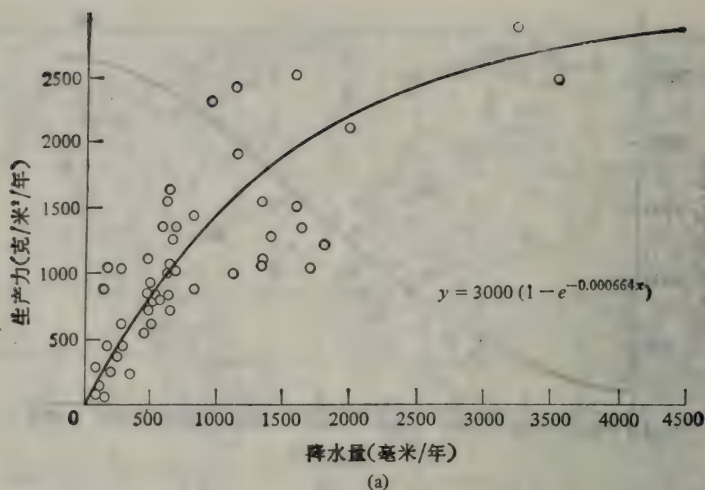


图 12-4 净第一性生产力与年平均降水量。(a) 方程式。(b) 图象分析。资料点符号与图 12-3 相同。横轴, 降水量, 毫米; 纵轴, 干物质净生产力, 以克/米<sup>2</sup>/年表示。(b) 下面的曲线表示低温度的排斥水平; 上面的曲线是 Walter 比及假定每毫米年降水量为 2 克干物质的生产量水平; 超过最大值的曲线是 Nyquist 线段, 即饱和曲线

Nyquist 曲线形状推导而来的。我们为图 12-3a 推导的经验公式是:



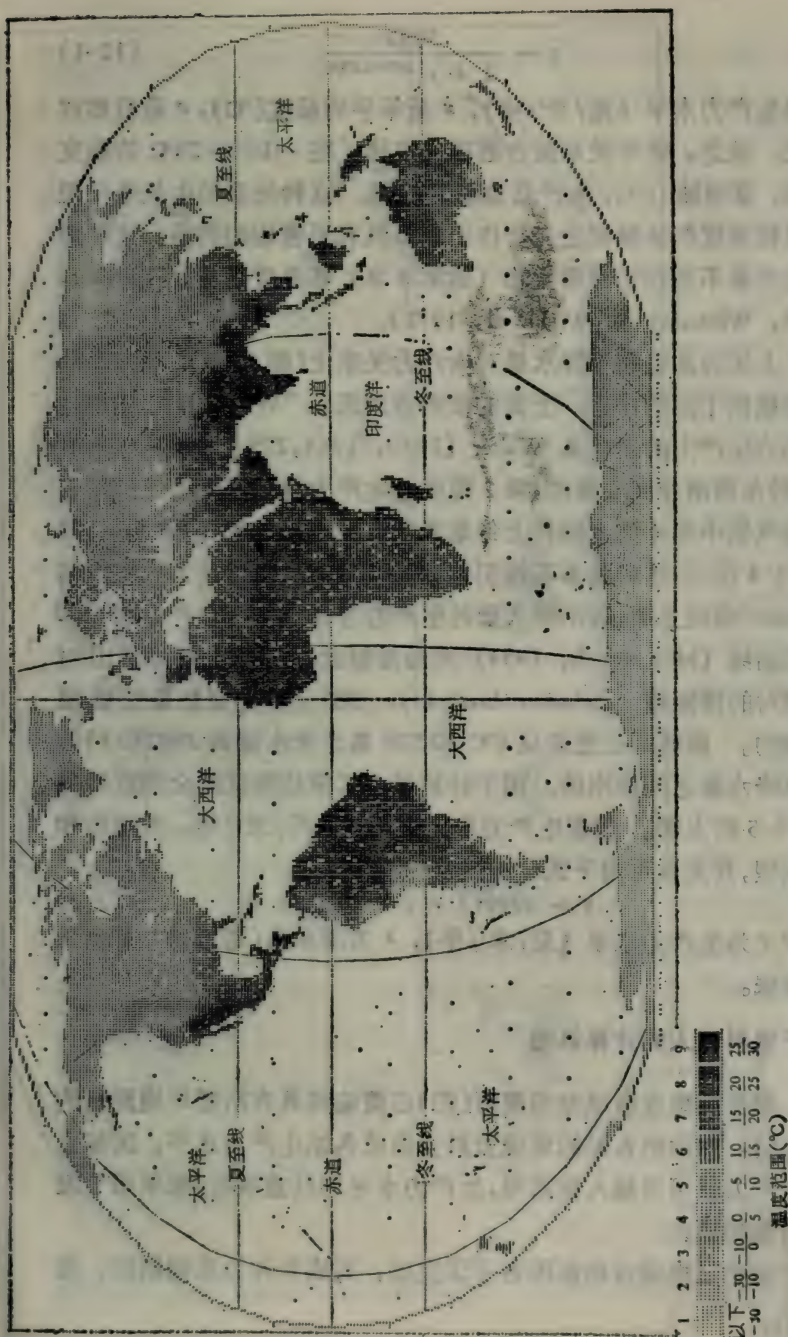


图 12-5 用迈阿密模型(图 12-8)资料集绘制的世界年平均温度计算机图。

主要由 T. Tyndall 设计完成。阴暗程度表示摄氏温度指标

$$y = \frac{3000}{1 + e^{1.315 - 0.119x}} \quad (12-1)$$

$y$  是生产力水平 (克/米<sup>2</sup>/年),  $x$  是年平均温度(°C),  $e$  是自然对数底。总之, 这个关系适合范霍夫定律: 在  $-10^{\circ}$ — $20^{\circ}$  C 的温度之间, 每增加  $10^{\circ}$  C, 生产量也随之倍增。这种关系与生长季长短和过程速度的快慢较之光合作用本身具有更密切的关系。这种加倍的关系不适用于浮游生物 (见第 8 章) 和温带森林 (Whittaker, 1966, Whittaker 和 Woodwell, 1971)。

上述方法已用于降水量对生产力关系上(图 12-4)。图 12-4b 下部概括了总的考虑。上面的倾斜直线表示“Walter 比”, 估测地上部分生产力的资料是 Walter (1939, 1964, 275 页, 参见 Lieth, 1962) 在西南非洲收集的, 乘 2 即得总生产力值。这个比值预测在干燥气候中每平方米面积上每毫米降水量生产 2 克干物质。如图 12-4 所示, 这种关系不能引伸到湿润气候。超过最大数据点的 Nyquist 曲线上部, 表示降水量对生产力方程式是符合产量因子即饱和曲线 (Mitscherlich, 1954) 的通常假设。下部曲线标志出对数据对的排除域 (exclusion threshold), 该处生产力显然是受低温限制的。曲线是任意在从  $0^{\circ}$  C 和 500 毫米降水量到  $20^{\circ}$  C 和 1500 毫米降水量之间作出的。用于计算最小二乘法算式的全部资料见图 12-5 的上部。假定生产力最大值是 3 公斤/米<sup>2</sup>/年, 并呈饱和曲线型, 其关系可用下式计算:

$$y = 3000(1 - e^{-0.00064x}) \quad (12-2)$$

式中  $y$  为生产力水平 (克/米<sup>2</sup>/年),  $x$  为降水量(毫米),  $e$  是自然对数底。

### 用于资料输入的计算机图

相关模型变换成空间模型(图)必需编排具有所需环境测量的地点网。然后把各站的环境资料变换成各站生产力水平, 区域上的生产力值可用插入法求得, 生产力水平的任意描绘, 被采用于说明可能的模式。

这个过程通常由制图者手工完成, 其成果称为表面制图。现

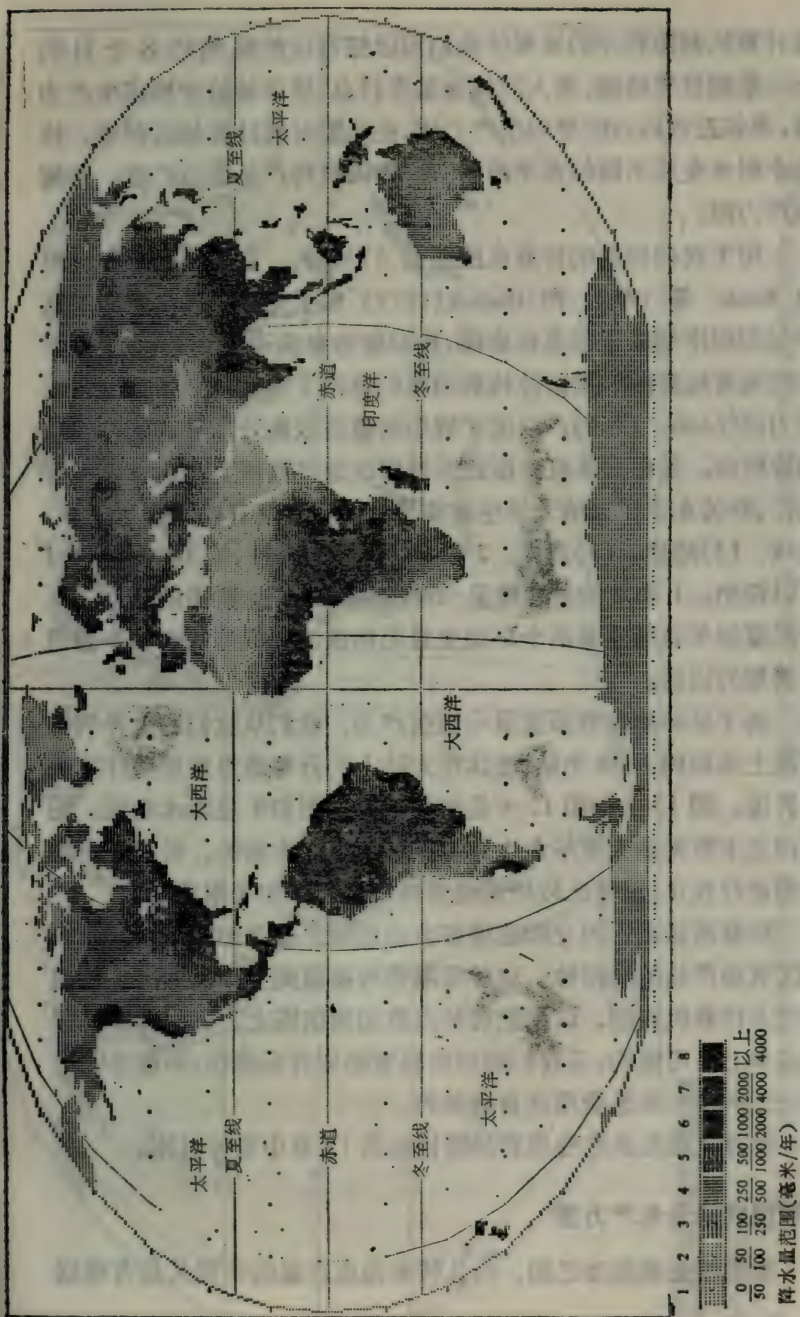


图 12-6 由用于迈阿密模型(图 12-8)的气象站取样而制成的年平均总降水量世界模式的计算机图。  
计划主要由 D. Martin 执行。阴暗程度表示降水量的等级(毫米/年)



在计算机制图程序的发展使我们可以综合以前提到的各个目的——绘制世界略图,填入环境变量资料点,将环境值变换成生产力值,求邻近资料点的平均生产力值,在必要时可计算地区斜率,将各个斜率变成不同的水平范围——连同最终产品的生产量:预测生产力图。

用于我们目的的计算机成图是 SYMAP。它的子程序和过程由 Reader 等(1972)和 Dudnik(1972)做了充分评述。我们对这种制图程序制成了世界轮廓图,模拟称为鲁宾逊(Robinson)投影法的现有轮廓图。用这种轮廓图我们模拟了我们第一张第一性生产力图(Lieth, 1964),以便了解如何最有效地处理现有的和未来的资料库。基础计算机略图逐渐得到改进并被用于本书所述所有设计,称为北卡罗来纳大学生物圈模型。三种兼容的略图是:(1)全球,(2)陆地,(3)海洋。2和3略图的兼容性,第10章图10-1可以说明。1和2的兼容性见 Thornthwaite 纪念模型的建立。从年温度和年总降水量两个环境变量而构成空间模型的各个步骤需要简短的论述。

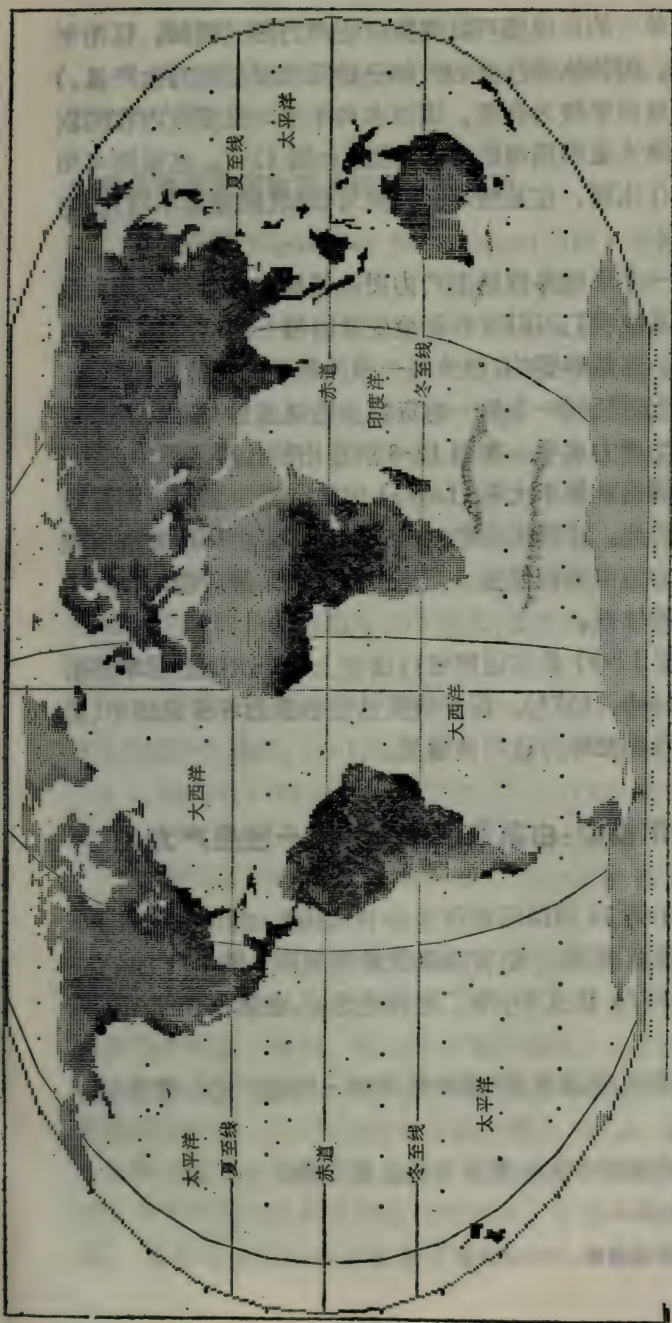
为了从环境参数预测第一性生产力,我们从我们的世界气候图集上选取约1000个站,使其在大陆上的分布适当地覆盖计算机世界图。图12-5和图12-6是年平均温度图和年总降水量图。图是由北卡罗来纳大学毕业生作为班级项目而绘制的,并据现有的地图进行校正,以便比较所运用资料的适宜性和局限性。

观察两张图,可立即发现在多山地区及最北部和最南部沿海地区有极严格的局限性。这种局限性可在原则上加以解决,但需要增大计算机底图,以便把资料点数加到该图上。利用计算机程序基本上是可能的,但我们的相关模型的现有正确性,不能证明这个设计所需的高昂费用是有道理的。

计算机图的其它性质和局限性在第13章中进行讨论。

## 环境图转换为生产力图

如果相关模型为已知,而且转变为生产量的估测又是有根据




  
 1100-2500-500-1000-100-500-0
   
 生产干物质范围(克/米²/年,干物质)

图 12-7 用年降水量预测干物质净第一性生产力(克/米²/年)。方程式 12-2,即图 12-4 的曲线方程,可把降水量图(图 12-6)转换成第一性生产力图。这张图可与表示全球面积的迈阿密模型相比较,按照方程式(2),降水量为最小量因子,在某些地区对于第一性生产力而言,温度成为限制因子

的,则每一张单一的环境图可以变换成生产力图(例如,仅用年温度是无效的,因为热带沙漠的大部分地区表现出高的生产量。)而只利用降水量似乎较为合理,因降水与年平均温度有内在的依存关系。只由降水量而预测的生产力图,如图 12-7。这张图可用本书中其它图作比较,在某些地区有极为相似(或完全不同)的生产力水平。

使用不止一个环境参数的生产力图的结构,需要发展信息系统,应用这一系统我们可以对各环境变量的每一组合选择最恰当的生产力水平。这是必要的,因为每一相关模型的正常变异性,在我们计算机图上对任何一个单一的资料点的降水量-温度组合,可能产生不同的生产力水平。在图 12-8 所提出的计算机图中,我们所应用的逻辑理论就是李比希(Liebig)定律:最小量因子控制着生产力水平。因此,计算机程序对每一站选择了由环境变量所预测的两个生产力值中的较低值。而这个值就成为最后图中生产力水平模式计算的依据。

这张图(图 12-8)是在迈阿密讨论会上第一次提出而本书所依据的(亦见 Lieth, 1973)。很多摘要已经出版的许多总结中(见参考书目),这张图被称为迈阿密模型。

## 蒙特利尔模型:由蒸散量预测的第一性生产力

在蒙特利尔第 22 届国际地理学会议期间,由 Lieth 和 Box (1972)提出一张新图型:由实际蒸散量预测第一性生产力。在 Lieth 和 Box(1972)论文中,作了完善地论证,在此仅作简短的摘述。

在全球范围内,用蒸散量\*模拟陆地第一性生产力,需要如下的资料和模型。

### 1. 世界陆地面积中实际蒸散量的计算机图。

---

\* 蒸散量即蒸腾-蒸发量。——译者注



2. 蒸散量变换成生产力值的模型。

3. 将上述两项结合起来, 例如由实际蒸散量预测的陆地第一性生产力图。

## 世界陆地实际蒸散量的计算机图模型

这张图是 Elgene Box 模仿 Geiger(1965) 的图而绘制的。开始, 用大约 850 个资料点仿制, 即每个  $10^{\circ} \times 10^{\circ}$  方块的中央点, 布满了整个地球(684个点, 因为  $15^{\circ}$  投影重叠), 所增加的点就是既包括陆地又包括海洋的方块。所选择的资料点均按地理学的概念而定位, 且其蒸散量值均按照在 Geiger 等高线间距的位置而估测的。然后, 这些数值与附近气象站降水量进行校正, 降水量资料则引自世界气候图集 (Walter 和 Lieth, 1960—1967)。一般蒸散量值在比较干旱地区不超过降水量的 50%, 在比较潮湿地区不超过降水量的 75%。用于计算机模拟的等高线间距与 Geiger 图上的相等, 即蒸散量值间距为 250 毫米, 其变化范围为 0—2000 毫米, 并作如下修正。如:

1. 基于降水量的测定, 将 Geiger 区划的最低间距 (0—250 毫米) 分成两个间距, 0—125 毫米和 125—250 毫米。

2. 将间距 1000—1250 毫米和 1250—1500 毫米合并成一个间距: 1000—1500 毫米。

3. 将间距 1500—1750 毫米和 1750—2000 毫米合并成一个间距: 1500—2000 毫米。

为了改善比较复杂地区的模型, 对原有的 300 个土地资料点, 用 300 个附加资料点进行补充。在地形比较复杂地区, 要按比例增加较多的点, 例如, 被山脉切割的地区。为了进一步使其符合 Geiger 等高线, 资料点还可以作地理上的移动, 但仅限于相适应的等高线间距内, 并仅按新资料点的位置与 Geiger 蒸散量等值线和有效降水量资料进行校正以后。资料点的移动是完全必要的, 因为正方形中间的点构成网格状的图形, 导致不现实的直线状等值线。最后的全球实际蒸散量图是以 1125 个资料点为基础的 (图

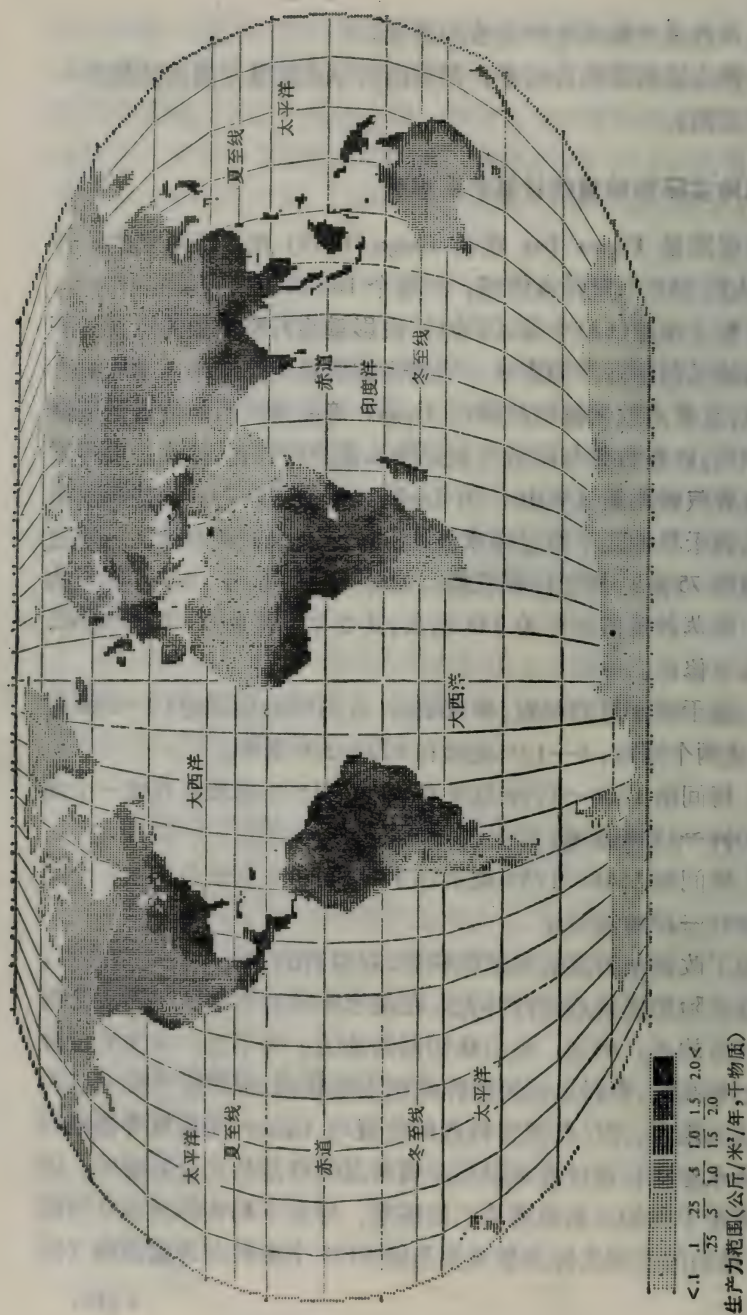
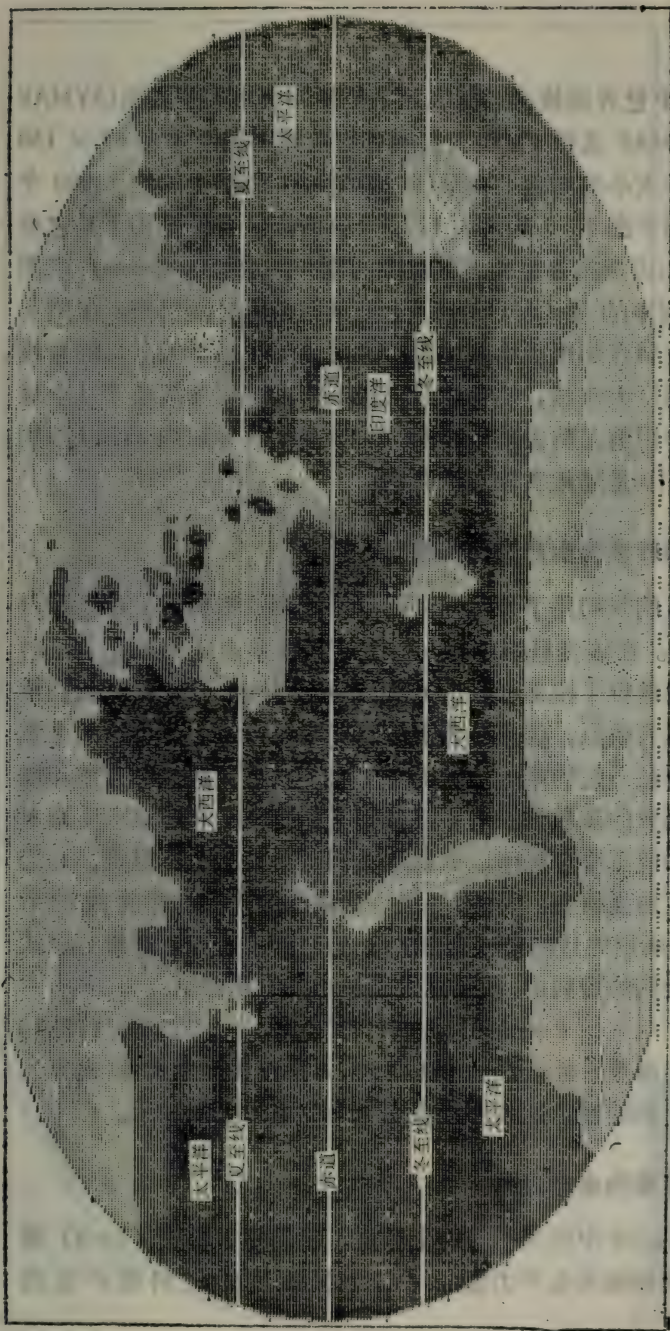


图 12-8 用迈阿密模型图及年平均温度和年平均降水量预测的陆地净第一性生产力,其结果与图 12-3 和西雅图生产力图实际的测定有所不同。预测应基于图 12-3 和 12-4 所示的两个方程式以及引自 Walter 和 Lieth (1960—1967) 的温度和降水量





<125 250 500 750 1000 1500 2000 > 毫米

实际蒸散量范围(毫米/年)

图 12-9 地球年实际蒸散量模式。Geiger 挂图的计算机模拟,并与北卡罗来纳大学生物圈模型系列中所有的图大小均相同。这些图的绘制是基于鲁宾逊投影法,并说明大陆是减少蒸散量的区域。图由 E. Box 绘制



12-9)。

SYMAP 世界图模可以制成几乎是任何大小的一张图(SYMAP 程序的 F-MAP 选择 1),但我们所有的世界图图幅均为  $65 \times 130$  厘米。这种大小的图包括全球(陆地和海洋面积)上的约 90000 个印刷点。用于图 12-9 的大约 1120 个资料点。我们把用于其它世界图,例如因斯布鲁克和迈阿密图的同一陆块(land-mass)略图(SYMAP 程序的 A-OUTLINE)上把某些地区分隔出来。虽然不印刷海洋资料点却用于绘制地图。这就避免了由于无意义的直线插入法穿越巨大水域,使等值线出现不一致。程序相当于从全球蒸散量图中用剪刀剪去陆地面积(图 12-9),共导致约 25700 印刷点。图 12-10 是陆地实际蒸散量图。

### 蒸散量资料转换为生产力值的模型

为此目的我们用了为迈阿密模型所搜集的资料组(见表 12-1 和图 12-2)。在该资料组中每一位置的蒸散量选自 Geiger 图,对有效降水量进行了校正(Walter 和 Lieth, 1960—1967)。我们承认这个方法有缺点,但这是将蒸散量和净第一性生产力这两个重要参数结合在一起的唯一途径。图 12-11 表示资料点的分散和增量为 125 毫米的蒸散量级的平均曲线。低于 200 和超过 750 毫米的等级平均值不符合规律。这说明我们对热带地区不重视,而需要对该地区加强研究。通常等级平均曲线是趋向饱和曲线的形式,与我们所用的迈阿密模型(图 12-4)对降水量与生产量方程式相似。从我们的资料中,我们建立了最小二乘法模型:

$$P = 300[1 - e^{0.0009695(E-20)}] \quad (12-3)$$

式中  $P$  是年净第一性生产力(克/米<sup>2</sup>),  $E$  是年实际蒸散量(毫米),  $e$  是自然对数的底。这条曲线在图 12-11 中用虚线表示。

### 蒸散量图转变为生产力图

取图 12-10 中所用相同的资料点,我们用方程式(12-3)将每一蒸散量转换为生产力值。由上面强调过的资料组产生的

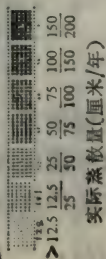
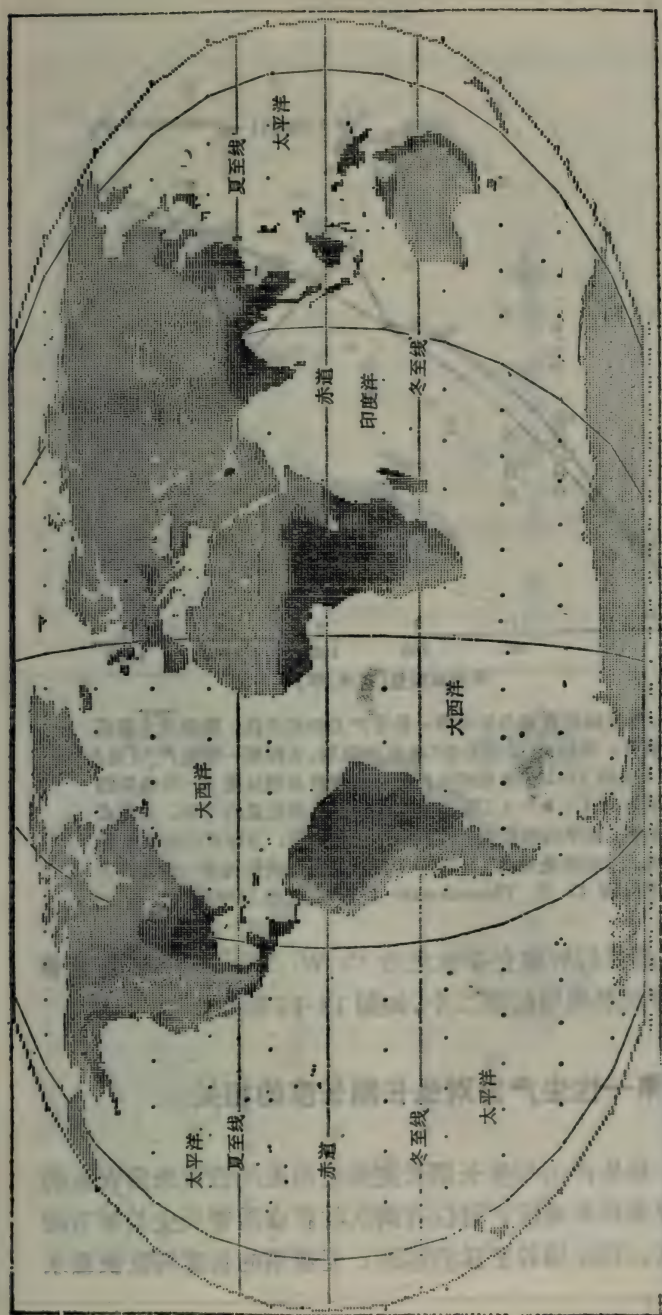


图 12-10 从图 12-9 所分离出来的陆地面积, 只使用 SYMAP 世界图的陆地略图。在陆地仅使用陆地实际蒸发量模式的资料, 密度过大(密度过大部分见图 12-9)则愈精确

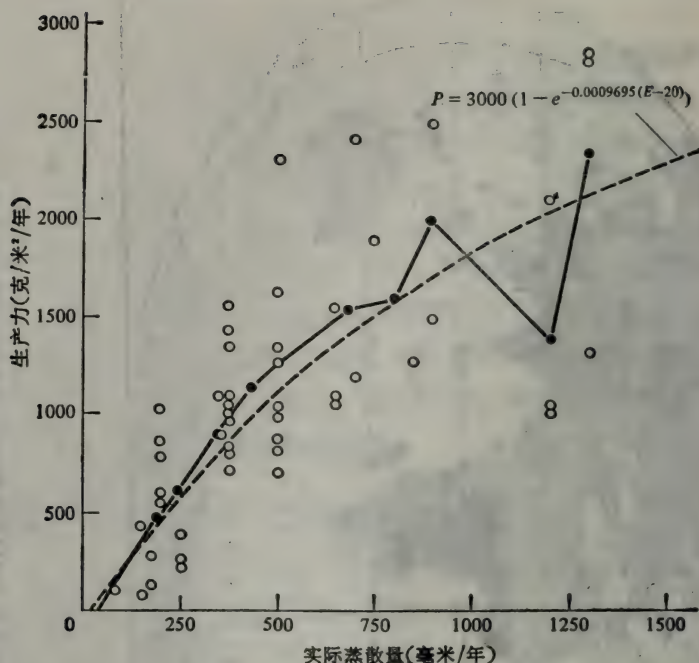


图 12-11 年实际蒸散量与年净第一性生产力的相关性。图表示方程式 (12-3) 的展开。横轴, 实际蒸散量(毫米); 纵轴, 实际第一性生产力(克/米<sup>2</sup>)。 (O) 是图 12-2 各分站的生产力值的资料点和从图 12-10 选取的实际蒸散量值。 (—●—) 250 毫米和 125 毫米蒸散量的平均。方程式 (12-3) 的图解, 由平均等级曲线的最小二乘法求得。方程式的形式就是图上的虚线。方程式是用图 12-10 中实际蒸散量图转换为第一性生产力图, 即 C. W. Thornthwaite 纪念模型(图 12-12)

SYMAP 输出是我们所建立并称之为 C. W. Thornthwaite 纪念模型的两个蒙特利尔模型的第二个, 如图 12-12 所示。

### 第一性生产力对生长期长度的相关

如果第一性生产力与生长期长度高度相关的假设来自农业的经验: 温暖夏季较长地区, 可以有两次收获或需要长生长季节的一次高产收获。在土壤较肥沃的地区、无霜期的长度与收获量水





$< 1$     $\frac{1}{0.25}$     $\frac{25}{5}$     $\frac{1}{13}$     $\frac{1.5}{2}$     $2 <$   
 生产力范围(公斤/米<sup>2</sup>/年,干物质)

图 12-12 C. W. Thornthwaite 纪念模型。由实际蒸散量预测世界第一性生产力。用 Box-Lieth 模型将 Geiger 蒸散量图转换为生产力图。图与已知土地面积的生产力模式呈现最密切的相关

平呈正相关。

东部落叶林生物群落的美国-国际生物学计划 (US-IBP), 经过该组的广泛研究, 对美国东部各州的这种相关已全部调查完毕。有两种特征需要估价: (1) 大区域的第一性生产力, (2) 生长期长度, 尽可能准确地按生物学意义进行确定。

第一特征在第 6 章和第 7 章中已作详细讨论。这里我们有保留地引用了这两章的资料。

第二特征, 即这个区域生长期的长度, 由 Reader (1973) 仔细推敲过。Reader 用四照花属 (*Cornus*)、紫荆属 (*Cercis*) 和丁香属 (*Syringa*) (详见 Reader 等, 1974) 花期作为生长期开始的指标, 美国鹅掌楸 (*Liriodendron tulipifera* L.)、红槭 (*Acer rubrum* L.) 和四照花属叶子变色作为生长期终止的指标。

这两个参数对每一地区均同时使用, 并将一个县 (County) 作为一个点单位 (point unit), 便于 Reader 在第一性生产力和生长期长度间进行回归分析。散布图如图 12-13 所示。回归直线方程式如下:

$$P = -157 + 5.17S$$

式中  $P$  是第一性生产力 (克/米<sup>2</sup>/年),  $S$  是光合作用季节 (日数)。

对整个地球模拟, 方程式中的关键可估计一年中光合作用的日数。如该方程式对全世界是正确的, 这就意味着对临界值生产量一个月的生长期是必需的, 并意味着全年作为活跃的植物生长期, 将提供给我们的第一性生产力平均最高值是 1730 克/米<sup>2</sup>/年。这个生产力最高值比以生物学生产力测定为基础的模型所能达到的最高生产力为低。但是, 对南部各县的资料组中有固有的大的变动, 作为参考点的最高县可接近 2500 克/米<sup>2</sup>/年的最高值。这个模型较重要的成果在于它指出我们的全部土地利用, 远远未达到自然的和半自然生态系统所能达到的最适状况。我们期待这个模型的进一步完善将产生类似方程式(12-1)的 S 形曲线。

另外, 在这种假设的条件下, 对于整个地球来说, 方程式(12-

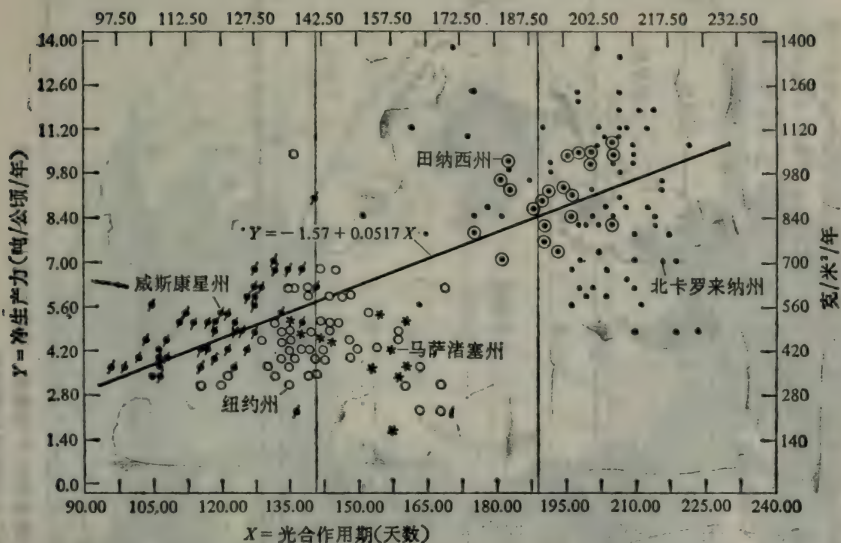
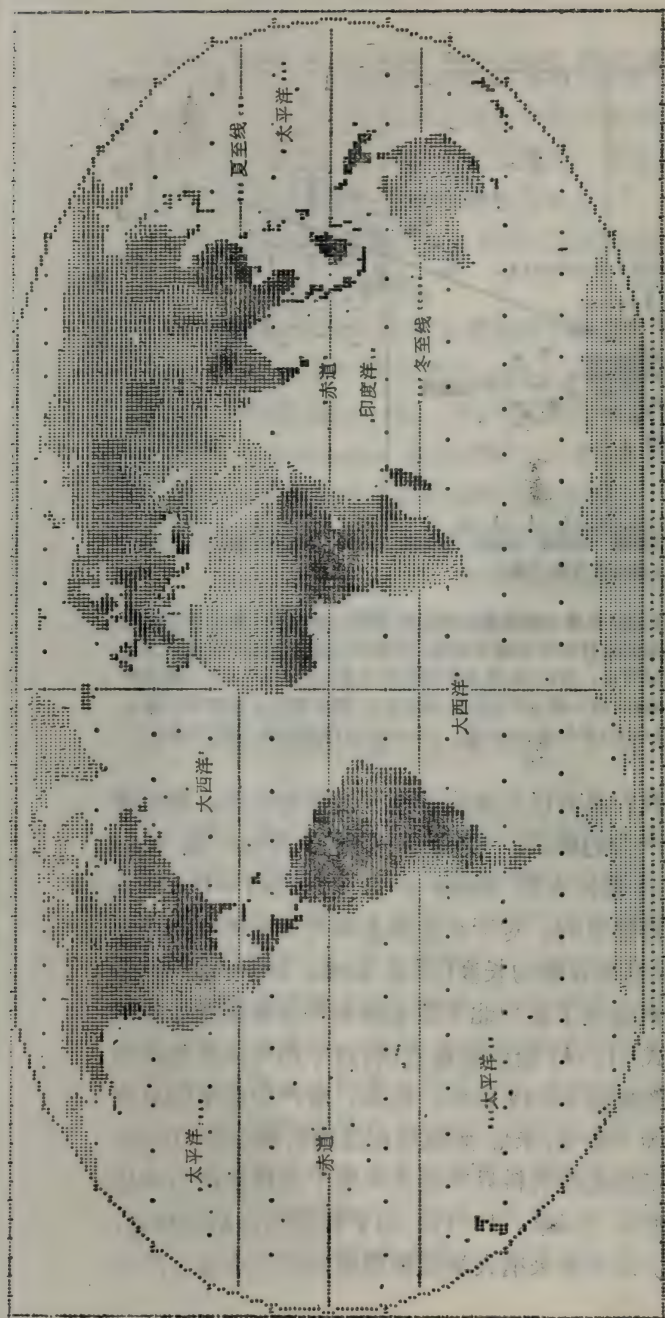


图 12-13 在美国东部作为自变量的生长期长度与作为因变量的第一性生产力间的相关。虽然对某一个州来说这种相关可能不理想，肯定的趋势是从威斯康星州到北卡罗来纳州南北半壁明显可用。横坐标，光合作用期的日数；左纵坐标，第一性生产力(吨/公顷/年)；右纵坐标，第一性生产力(克/米<sup>2</sup>/年)。图中回归方程式单位每公顷公吨。而方程式(12-4)的单位是每米<sup>2</sup>克。[X = 光合作用期的长度(日数)]

4)是适用的，假如我们具有已记录生长期长度的台站网，我们就能用它建立全球生产力的模式。这种台站网是 Wyatt 和 Sharp (Lieth, 1974a)在学生设计中用 Walter 和 Lieth (1961—1967)世界气候图集作为基础建立的。对于在世界上均匀分布的 600 个左右的台站，按月计算其生长期的长度(详见 Lieth, 1974a)。Wyatt 和 Sharp 使用这种网建立了应用北卡罗来纳大学生物圈模型的计算机图。由于方程式 (12-4) 绘成图是直线，这个图可以直接转换为生产力图。该地图如图 12-14 所示。在此，生产力水平的分度是一个月的生产力为 160 克/米<sup>2</sup>。此图类似迈阿密模型和 Thornthwaite 纪念模型，正如我们所料只产生大大低于全球生产力的估测，约  $73.5 \times 10^9$  吨/年 (Lieth, 1975)。由于利用的台站较稀疏，模式似乎较为粗糙。北卡罗来纳大学生物圈模型用于全球生产力





每-水平中资料点值的频度分布



图 12-14 用回归方程 (12-14), 图 12-13 和生长期的长度预测全球生产模式。该图与图 12-8、12-12 和 12-15 极为相似; 但其生产量大大低于全球陆地生产值

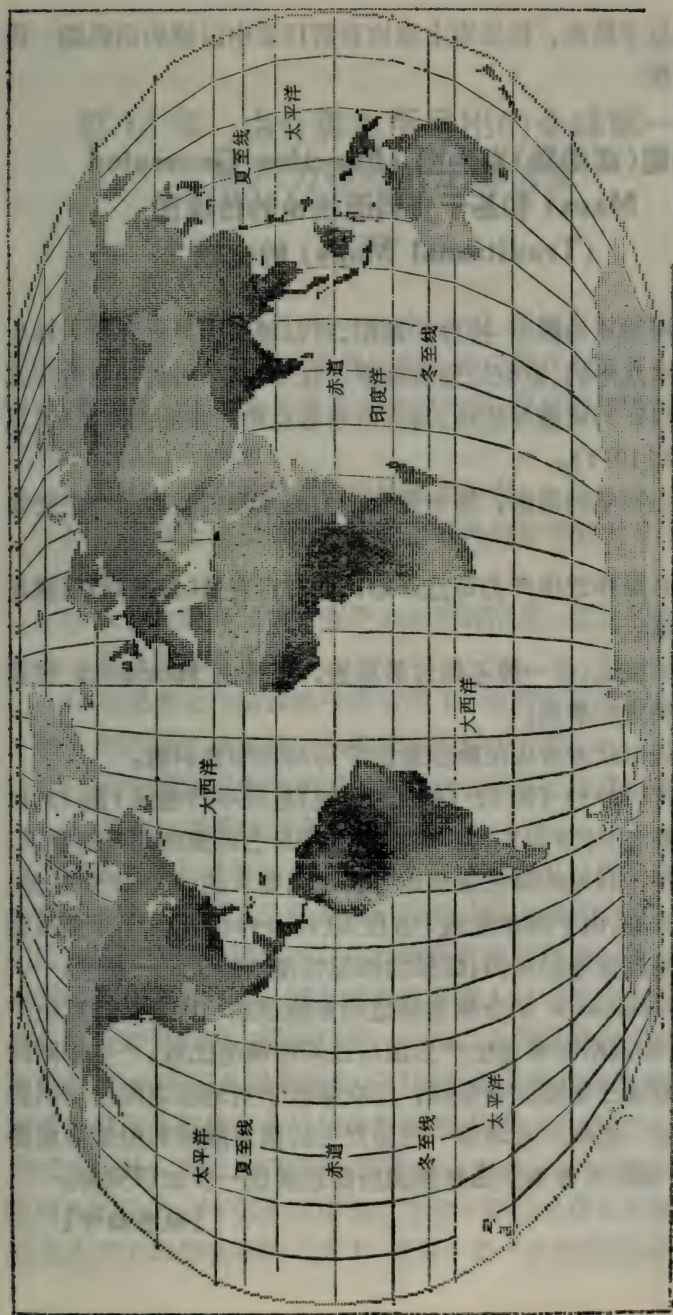


图 12-15 因斯布鲁克生产力图, Lieth(1964) 的第一性生产力图的计算机模拟。其值与表 10-1 中各种植物类型的生产率相一致

估测仍嫌过于肤浅，但原则上应该和第13章中以前的两张图一样可以被应用。

## 功能(或函数)发生图 (Function-Generated Maps) 和基于资料而推论的传统图 (Traditional Maps) 的比较

至今所描述的模型-推导的地图,可以被认为是世界第一性生产力的基本水平的、近似的预测模型。在下节中,将讨论由方程式(12-1)一(12-3)所推导的图,与因斯布鲁克和西雅图图作比较(见图12-15和10-1)。

基于生物学的考虑,第一性生产力的预测模型有三个主要要求:

1. 它必需接近生产力零点开始,而对自变量(参数)必须满足试验观测值。
2. 必须接近,但一般不超过最高值,那是由 Mitscherlich 收获量定律所决定的事实。
3. 曲线形状本身应反映出最适于可利用的资料组。

方程式(12-3)(图12-11中的虚线)是从平均曲线(图12-11中的小黑圆点)计算而来的。该曲线能满足上面提到的全部要求,也允许由任一台站的降水量测定符合逻辑要求的30—40%径流。对因变量来说,由于两条曲线[方程式(12-14)和(12-11)]是从完全不同的来源推导出来的,结果的相似性便加强了每一模型。

将 Thornthwaite 纪念模型与迈阿密模型或与因斯布鲁克生产力图比较,和因斯布鲁克生产力图与迈阿密模型比较,产生相同的结论。一般这三张图完全相同,但在某些个别地区之间出现明显的不符现象。在取得全球第一性生产力的满意前景和控制环境参数以前,对因斯布鲁克型图和预测型图还要进一步加以完善。

[赵惠勋译]



## 第 13 章 由计算机所导出的全球第一性 生产力模型的定量估算

Elgene Box

净植物生产量 (net plant production) 在生态、环境和规划方面起着主要作用,那是毋庸置疑的。除它含有全世界人口的上限以外,世界性生产量及其空间分布的知识,使我们得以对地球的这些特点作出估计,如:

1. 地球上潜在的粮食资源的地理分布。
2. 在地球上碳和氧的循环中,各种贮存库的大小和地理分布。
3. 人为的提高区域性生产力水平的限度,假定这种宏伟计划又是环境所要求的。
4. 在现有大气组成和气候条件下,主要植被区系如亚马逊雨林的破坏对地球大气组成和气候的作用。
5. 各个国家可能的和现实的生产力水平,也就是他们全国和区域生态系统的最大容纳量。

对于基本上是约处于欧洲十八至十九世纪水平农村的农业基本经济模式而言,世界上已经是人口过多并超出其容纳量,从而,我们已经迫使自己向城市人口中心的现有模式集中,借以保存其余景观的生产力。然而,城市的模式已使人口增长成为可能,现在增长是生产景观的主要破坏者——在工业国家是由于城市工业的直接扩张,在非工业国家则是人口以前所未有的加速度进行增长。地球能够供养的最大人口估计是在 60 亿和 150 亿之间。在二十世纪末以前,世界人口将超过 60 亿。40 亿人口已对世界资源产生巨大的压力,40 亿人口中相当大的一部分是靠化石燃料而提高农业生产力取得食物的 (第 15 章)。进一步增长到 60 亿和超过

60 亿,意味着在最坏的情况下使世界秩序崩溃,至少(而不是最好)在经济制度上要发生严重的改变,加强集中规划而减少个人的自由。

在 Lieth 试图从累积上和地理上去估算地球的总生产量方面, Lieth (第 12 章)已指导过四种计算机的全球性生产力模型,其结果是图象显示为下文所讨论的那样由 SYMAP (套印制图——synagraphic mapping) 计算机程序(哈佛大学研究生设计学院)的统计图。第五张图是将陆地的和海洋的生产力模拟结合而成的。作为统计图,资料值是按任意地理位置而提供的,而中间位置的这些数值、包括形成的等值线和地带,并在特定数量点的基础上插入的。从而,连续表面(continuous surface)的主题作图是用随机分布的统计资料在不连续增量基础上以近似法进行的。Lieth 的五张地图列述如下,大部份的图均由第一次所提出的城镇进行鉴定。

1. 因斯布鲁克生产力图(图 12-15): 陆地生产力,是由各种陆生植被群系(生物群落类型)的平均生产力模拟而成的(Lieth, 1972)

2. 迈阿密模型生产力图(图 12-8): 陆地生产力是由生产力与气候变量(年平均温度和年总降水量)之间的两个最小二乘方函数相关进行预测的。并在每种情况下,均用较小的生产力预估数字(Lieth, 1971, 1973)

3. 蒙特利尔模型生产力图(C. W. Thornthwaite 纪念模型)(图 12-12): 陆地生产力,是由生产力与实际的年蒸散量(Evapotranspiration)之间的一个最小二乘方函数相关进行预估的(Lieth 和 Box, 1972)

4. 海洋生产力图(图 8-1): 海洋生产力,是由海洋生态系统的生产力平均值进行模拟的(Lieth 和 Box, 1972)

5. 西雅图生产力图(图 10-1): 因斯布鲁克生产力图和海洋生产力图的套印本,在同一图面上地球的整个表面都能表示出来(Lieth 和 Box, 1973)

因斯布鲁克和海洋生产力图,是在资料点(set of datum points)分别为 930 和 1621 的资料集基础上, SYMAP 所产生的一张较早的世界实际生产力图的统计模拟(Lieth, 1965)。这两张图是由 20 个植被群系生产力测定的平均值,如表 13-2 所示,和现存植被的现有地图的基础上绘制的。继而, Lieth 机械地在同一结构中套印了两张互相补充的地图,就提出了整个地球植物生产力的西雅图生产力图。迈阿密和蒙特利尔模型是函数模型,其数学上的效果展示为 SYMAP 图。在两种图中,第一性生产力是从气候参数预估的: 迈阿密模型是来自世界气候图集中温度与降水量的测定(Walter 和 Lieth, 1960—1967),而蒙特利尔模型是在实际蒸散量的世界图(Geiger, 1965)的基础上,从 SYMAP 统计模型而来的(Box)。

## 统计制图和图面估算

Lieth 图的效果证明了 SYMAP 程序能成为提出不同的各种现象图(现有地图(空间模型)的简单统计模拟和计算机所导出的数学模型(函数模型)结果的统计显示)的极其有用的工具。SYMAP 决不限于生产力问题,而是一般的制图程序,这种程序能用于计算和显示面积分布有意义的几乎任何参数的分布。这种计算机图的生产较之人工绘制的图除了生产速度和函数模拟的显著优点外还有一定的优点。用计算处理和打印的图,也可以用计算机分析和翻译。然而,重要的是具有对于阅读和进一步处理这种预制以及预存地图的附加程序。对于地理生态学和对于地球与生态科学,以下的分析和运转能力显得最为重要:

1. 在纬度/经度和 SYMAP (投影法)坐标间的互相换算(FLEXROB, MAPCOUNT)。
2. 地带面积的测定(MAPCOUNT)。
3. 地带略图的数字化(MAPZONES)。
4. 各种地图的特征与特征间的比较(MAPMATH)。
5. 在单一格式内相同面积地图的套印法(MAPMERGE)。



6. 对一张或几张地图,使用者可指定的特征对特征的数学运算而制出新图(作为对于在不同图上位置很不相同的资料点本身进行空间调整以前进行的运算相对立的)(MAPMATH)。

作者已经写出了上文括号中所注明的<sup>1)</sup>。例如,在 Lieth 的陆地和海洋生产力图上添印制出西雅图图,现在可以用 MAPMERGE 程序的计算方式完成,不同的陆地生产力图用 MAPMATH 程序,对彼此之间进行特征对特征的比较,以确定不一致地区的位置。本章叙述的是这些地图处理程序中据认为最有用的程序——MAPCOUNT 程序,它将第一、第二两项运算结合起来。从而,MAPCOUNT 应用于 Lieth 生产力图,是对世界性总的年第一性生产力定量工作的一个尝试。

## SYMAP 的世界模型及其所导致的地图

在评价 Lieth 图以前,有必要了解地图是如何产生的以及这种地区模型的某些数学性质和问题。为了提出任何地图,SYMAP 要求提供略图,如陆地面积或海洋面积;资料点在 SYMAP (行/列)坐标中的位置和数据;以及对所要求的地图生产的某种特殊说明。图例如纬度和经度,热带和赤道区以及符号可有选择地列入。为了便于对制成的地图用 MAPCOUNT 来分析面积,模型应与实际面积相近似,并使其成为地球球面的某种平面的数字投影。这种投影的数学式是为 MAPCOUNT 而提出的,并应以标准格式(Standard Format)的次程序变形(Subroutine DEFORM)方法和计算机算法语言(Computational Algorithm)的形式表示之。Lieth 的全部世界性生产力图,都是利用 Lieth (1972) 部分叙述计算机翻

---

1) 全部文件包括程序的项目和说明以及各种不同抉择应用的实例,均发表于 Kernforschungsanlage Jülich (Box, 1975) 刊物的特别报告中。原始文件可向作者索取。

译的基本特性的 Robinson (1974) 投影而提出的。Robinson 的投影是并无任何优良特性的一种不中断的假圆柱投影, 但它在等值性(保持面关系)和等形性(保持角度)之间, 起着最适宜的协调作用。从而具有很好的视觉效果。从赤道的垂直距离至  $45^{\circ}$  左右与纬度(即纬度圈是等距的)成正比; 然后, 距离减小, 使较大极地面积(如格陵兰)被不大于 2 的因子所扭曲而变形。

地球陆地和海洋面积的略图, 在 SYMAP 的框格内是用一序列密集点(有顺序的行-列)表示的。这些点的顺序就限定了一定地区的周界, 这就称之为 SYMAP 岛 (SYMAP islands)。这些略图是 Lieth 的学生从一张大挂图上绘制而成的。这样的略图所代表的面积是较为复杂的, 事实上, 所印就的行和列并不能认为是边界, 因为点的位置有它本身的面积, 而边界不代表面积。SYMAP 解决了每一块岛 (island) 面积过大问题, 将特定的边界向下和向左移动一行/列的一半, 从而, 边界就在所印就的各个位置之间。首先提出的是 Lieth 的陆地略图, 海洋略图是根据印就的陆地略图绘制的, 它的方法是在各个陆块 (land mass) 上端和左侧的陆地与海洋之间, 将 SYMAP 的边界在行/列间移动一格。其结果是海洋略图在总面积上是过小了, 甚至于在概念上也是这样的。

一张地图实际形式和内容也取决于许多参数和运算方法, 其数值在 SYMAP 的 F-MAP 包 (package) 中说明。在 SYMAP 的程序中, 其插入数值依公式而定, 而该式假定一个点对其相邻点的影响, 随着它们之间距离的平方而减少。用于插入法的点数, 是可以变动的或者是固定的。除开它将导致计算错误以外, 对于调查半径和插入的点数, 一般我们采用 SYMAP 的假定值 (default value)(固定的调查半径和插入 4—10 个点)。对于每一陆地地图, 我们曾经应用相同的等值线距(生产力水平), 从而它们就可以在外观上和数学上进行直接比较。仅仅是海洋生产力图有不同的增量, 这是由于在海洋中生产力水平较低的结果。对于陆地地图和海洋地图, 间距 (interval) 都是 Lieth 早先用手工绘制的图 (Lieth, 1964) 的间距。最后, 虽然地图通常附有图例 [ $15^{\circ} \times 15^{\circ}$  陆连界线

(tic marks)\*,赤道和热带等等],对于 MAPCOUNT 评价而不附有图例的特别地图已经提出来了,以至在加印中不会有信息被抹去,因而也不需要进行估算。

## MAPCOUNT 程序对于地图面积的定量作用

与描述地图投影的自动变形程序相结合的 MAPCOUNT 程序,是为了对预先储存的 SYMAP 提出的计算机地图进行定量评价而设计的。这是为了应用直线和水平的纬度圈并不超过 250 个印刷行的地图所设计的。如果对符号的直接计数没有投影选择的需要,才可以用于非直线和水平的纬度圈的地图。如果要以面积或面积为基础的估算,则不能免去需具有直线和水平纬度圈的投影。

为了估算任何地图,MAPCOUNT 必需完成以下运算。

1. 将地图安放在它的上端边界。
2. 确定对每一个地图行 (map row) 可叠印的构成该行的输出记录数。
3. 计算每行所需要的符号发生的次数。
4. 对于特殊运转所需要的过程,将这些输出记录及其各个的总和通过程序的内循环。
5. 在地图及其图例结束时应审查和处理。
6. 通过全部控制装置,达到程序的各个组成部分,以计算其最后的结果。

SYMAP 地图是印在一页书那样宽的纵向长纸条上。如果地图在水平方向超过一页书的宽度,中间型的 SYMAP 地图的周界应进行审订,并将行指数(line index)重安排为 1 线,就可完全符合于地图的整个水平范围。而且,对于面积间的估算,MAPCOUNT 应根据所提供的比例尺和投影资料,将总和换算为面积值,再加上

---

\* 原文 tie marks, 显系 tic marks 之误。——译者注



符号发生的次数和全图的面积，并打印全图和每一符号所求得的总和与面积，地图上每一行均较面积为重要。如果是一种主要估算，如生产力，则这种估算应以该地带总面积为基础的每一主要水平之和，而这些数值的相加就是全图中各个标准量估算的总和。假如需要，其计数和估算可仅限于一球面四边形的亚区中，而这种地图是由用者所列举的纬度圈与经度圈所形成的，如热带地区在 MAPCOUNT 标记法中的分界，是纬度  $22.5^{\circ}$  到  $-22.5^{\circ}$  和经度  $-180.0^{\circ}$  到  $180.0^{\circ}$  (区的选择)。这种限制性的估算，可以随着地理范围的改变而重复地使用，例如，可用纬度带来估算地图。进而，估算可用于任意形状而具有球面的地区内，并依据用者在 SYMAP 或地理坐标加以逐一说明 (略图的选择)。例如，澳大利亚可以用详尽的澳大利亚周界图进行估算，但其中不包括其他陆地。如果对一个完整的球面地区不能进行估算，如欧洲或美洲，就应该进行分块地估算。这是一种选择，地图可打印在各自的输出文件或者是储存装置中。当多数地图都能够在一次运转中，完成其过程，而仅由堆集式指控程序包所控制，在输入文件空无所有时，其程序才告终止。多到 16 个符号都可以在一次进行计数。MAPCOUNT 的应用，一般需要变形程序所描述的地图投影的安排。而变形程序又必需表明地球的纬度，经度和地图投影所引起的面积变形，并将以标准格式的次程序变形的形式，应用于 MAPCOUNT。

## Lieth 的陆地和海洋略图精确度的估算

现在我们正从事于开始估算 Lieth 地图。然而，为了正确地判断 MAPCOUNT 估算的结果，首先我们必需具有由 Lieth 地图所导出的陆地和海洋略图面积精确度的某种概念。这些略图包含所谓的北卡罗来纳大学生物圈模型。MAPCOUNT 程序 (对于略图的选择) 的存在，使我们第一次对这些面积进行估算，如表 13-1。为了估算陆地略图，先将陆地分为 13 个单元，约相应为大陆和最

大岛或者是岛群 (island groups)。这些单元都是彼此独立的,但是完全覆盖了地球陆地面积。所以“实际面积”值相加后,即为地球总陆地面积,而“计算面积”值是 MAPCOUNT 对陆地略图的计算,同时也包括在北美洲、欧亚大陆和非洲的情况下,在这种模型中所出现的内陆湖泊的计算面积。当然,这种计算面积仅反映在 SYMAP 中所包括的那些陆地面积。

SYMAP 图型就是面积群 (areas groups) 的模式,而陆块则分为三个明显不同的范围,如表 13-1。

1. 岛屿和岛群 (island groups) 的面积,在模型中估计过大,因为和单独打印位置的面积而言,它们的面积相当的小[冰岛,西印度群岛,巴哈马(Bahama)]群岛。
2. 岛群的面积估计过小,因某些组成岛被略去而不计入的结果(菲律宾,东印度群岛,大洋洲群岛)。
3. 较大的陆块,是模型中面积模式的真实面貌(各大洲,加上格陵兰和新西兰)。

在被应用的陆地单元的设计中,一种特别地尝试就是将各岛和岛群分开,但从它们相邻的大陆中,容易得到过大或过小地估算,以致对较小陆块的估算而得出代表不强的结果。所以将西印度群岛和巴哈马群岛以及北美洲分别估算等等。然而,在前两个范围(3348370 公里<sup>2</sup>)中,全部岛屿的总实际面积,仅为全世界实际陆地面积的 2.25%。在用 SYMAP-MAPCOUNT 估算方法时,这个面积完全低估了 25% (2564374 公里<sup>2</sup>),这个低估数(784000 公里<sup>2</sup>)仅为地球总陆地面积的 0.52%。从模型中所失去陆地的总数,据估算可能约为 1000000 公里<sup>2</sup> (在第二类陆地单元 852250 公里<sup>2</sup>的基础上),其值虽较大但仍然 <1%,所以在前两种范围内的各岛的全面影响仅起一种相当次要的作用。然而,对于较大的陆块,立即可以看出全部面积由于结合的 SYMAP-MAPCOUNT 绘制过程,并随着面积低估的数量而向两极无误增加的结果。其误差的可能来源有以下几点。

1. 在 MAPCOUNT 程序内整个比例尺的误差。

表 13-1 世界陆块的实际面积和 SYMAP-MAPCOUNT  
估算方法所提出的有效面积的比较<sup>a)</sup>

地 区	1	2	3	4	5
	实际面积 (公里 <sup>2</sup> )	计算面积 (公里 <sup>2</sup> )	差 数 (公里 <sup>2</sup> )	纬度	误差 (%)
冰岛	103,000	141,318	38,318	64.5	37.2
西印度群岛和 巴哈马群岛	235,858	265,794	29,936	20.0	12.7
菲律宾群岛	300,000	197,887	-102,113	11.0	-34.0
东印度群岛+ 新几内亚	2,538,145	1,901,525	-636,620	-4.0	-25.1
除新西兰以外 的大洋洲	171,367	57,850	-113,517	—	-66.2
格陵兰	2,175,600	1,891,850	-283,150	73.0	-13.0
北美洲大陆	21,984,872	21,145,071	-839,801	45.0	-4.8
欧亚大陆	52,337,000	49,205,600	-3,131,400	45.0	-6.8
非洲+马达加 斯加	30,264,000	29,707,376	-556,624	7.5	-1.8
南美洲	17,793,000	17,599,508	-193,492	-15.0	-1.1
澳大利亚	7,686,849	7,613,387	-73,462	-25.0	-1.0
新西兰	268,676	256,650	-12,026	-42.0	-4.5
南极洲	13,209,000	10,627,160	-2,581,840	-79.0	-16.5
陆地总计	149,067,367	140,610,976	-8,455,791		

a) “实际面积”是地球表面的实际陆地面积，是根据 Rand McNally 国际地图册 (1969) 所提供的数字。对于 SYMAP 陆地略图，用 MAPCOUNT 计算其面积，均列于第 2 列，它们包括在北美洲，欧亚大陆和非洲的情况下，在模型中所出现的内陆湖泊计算面积。“差数”是从实际面积减去计算面积得来的，并改变其符号，即负差数表示在 SYMAP 模型中已经低估的结果。纬度是陆块的平均纬度，北纬用正值表示。误差的%(第 5 列)是差数被实际面积除。所以低估的面积将出现负误差。其地区划分范围如下：

北美洲：北美是除去格陵兰，巴哈马群岛和西印度群岛以外的全部地区。

欧亚大陆：欧亚陆块的全部，加上不列颠群岛，费罗群岛，斯匹次卑尔根群岛，全部地中海的岛屿，苏联所属北极群岛，日本群岛，中国沿岸的全部岛屿，锡兰，和在印度洋的南亚群岛。

非洲：非洲陆块的全部，加上马达加斯加群岛，印度洋中的马斯卡林群岛，科摩罗群岛和其他群岛，和大西洋的马德拉群岛，加那利群岛，亚速尔群岛和佛得角群岛。

东印度群岛：印度尼西亚共和国全部岛屿，包括整个蒂汶、婆罗洲和新几内亚群岛。

南极洲：南极洲的整个陆块，加上南桑维奇，南乔治亚，南设得兰，奥克尼，和福克兰群岛，和法属和英属南极洲岛屿以及南印度洋群岛。

大洋洲：所有其他的太平洋群岛(除新西兰及其附属岛屿以外)，主要是波利尼西亚群岛(包括夏威夷群岛在内)，美拉尼西亚群岛(包括俾斯麦群岛的全部)和密克罗尼西亚群岛。



2. 在投影特征方面陈述的误差。
3. 由于分别打印位置而引起的连续表面的近似值。
4. 在 Lieth 略图上的误差, 包括在 Robinson 投影的实际数学特性和 Lieth 略图与采用距离所依据挂图之间的差异。
5. 在每隔  $5^{\circ}$  距离, 对于球面曲线 (经度圈) 的直截线用 MAPCOUNT 计算的近似值。

从这些来源的每一项, 肯定要有定量的误差, 但很难说那一项是显著的。可能最重要的是这种事实, Robinson 投影向两极方向逐渐扩大了 5 种误差的每一种, 在两极地区除第二项外可能是显著的。然而, 在非生产的两极地区有相当大的歪曲 (distortion), 对于我们的目的——植物生产量的估算是有利的。甚至于在整个面积中对陆地表面低估约 6%, 相应的生产量的低估并未超过 40%。考虑有关的问题和在全世界范围以内提出准确的 SYMAP 略图所需时间和人力, 这种程度的误差比单独使用 SYMAP 略图和 MAPCOUNT 方法还要小些, 所以这种程度的误差是可以接受的。从而, 最后产量的结果, 如表 13-8\* 所示, 是从 MAPCOUNT 估算的概略数字, 并未经面积误差的调整, 虽然注明了作为生产量估算基础的面积。在各种生产力地带中, 低估面积分布的简要分析, 在本章的结论这一节中叙述。

## 地球的第一性生产量

作为第一张世界性生产力图的发展 (Lieth, 1965), 在迈阿密学术讨论会上, Lieth 对全世界总第一性生产量作了估算 (1971, 1973), 陆地约为  $100.2 \times 10^9$  吨/年的干物质和海洋约为  $55.0 \times 10^9$  吨/年的干物质。这些数据是以 20 种不同植被类型的每一种面积计算为基础的, 而这些不同的植被类型, 是由 Lieth 的学生所提供的大量世界植被图平面测量而得到的。它们的面积乘各种植被类型的特征生产力值 (characteristic productivity values), 并引用

\* 原文为 13-9, 显为 13-8 之误。——译者注

Whittaker 和 Likens 的估算 (Whittaker 和 Woodwell, 1969) 以及 Lieth 本人的经验。Lieth 的 1971 年全世界第一性生产的总量 ( $155.2 \times 10^9$  吨/年) 以及第 10 章和第 15 章所提出的较高估算 (大陆为  $116.8 \times 10^9$  吨/年和海洋为  $55 \times 10^9$  吨/年, 其全世界总量为  $171 \times 10^9$  吨/年), 可用下列计算机的估算进行比较。

### 因斯布鲁克生产力图

在 1971—1972 年, Lieth 将 1965 年的生产力图在计算机上模拟为两张分离的统计图, 即陆地部分的因斯布鲁克生产力图 (Lieth, 1972) 和海洋生产力图 (Lieth 和 Box, 1972)。前者是以 930 个资料点并尽可能地平均分布在各个陆块上为依据的。这些资料点的值并不是生产力值, 但是整数 0—6 代表 Lieth 在他的 1964 年的图中已经应用的 7 个生产力水平。因为这是 Lieth 的第一张计算机图, 同时因为生产力数字是这样地近似, 所以对生产力水平以内的值, 没有进一步努力地进行划分。用因斯布鲁克生产力图的生产力水平, 所得的 MAPCOUNT 估算的结果, 如表 13-2 所示。因斯布鲁克生产力图所提出的总陆地生产量, 估算为  $104.9 \times 10^9$  干物质吨/年 (原文为: 如干物质/年)\*, 这个数字高出 Lieth 1971 年估算的 5%, 虽然地球的陆地面积低估了 6%。将最后产量数字除以地球的总 (模型的) 陆地面积, 我们还可以得出陆地的平均生产力数字: 747.7 吨/公里<sup>2</sup>或克/米<sup>2</sup>/年。(这个数字也是 MAPCOUNT 所提的)。这大致相当于一种很好的草原或次生林或生长不良的温带森林的生产力水平, 而数字在某种程度上较高 (约 8.5%) 于 Lieth 1971 年根据相同资料的估算。全世界平均值的意义, 仅限于地区性生产力值 (未被冰层永久覆盖的面积) 幅度为二个数量级 (two orders of magnitude), 即约 30—3000 吨/公里<sup>2</sup>/年。然而, 如果我们始终认为这种幅度是一个概略的常

\* 原文无单位, 显然有误。——译者注

表 13-2 因斯布鲁克生产力图的生产量估算<sup>a)</sup>

水平	生产力幅度 (克/米 <sup>2</sup> /年)	符 号 (叠印)	出现的次数	面积的估算 (10 <sup>6</sup> 公里 <sup>2</sup> )	平均生产量 (克/米 <sup>2</sup> /年)	生产量 (10 <sup>9</sup> 吨/年)
1	0—100	●	4,715	15.16	10.0	0.152
2	100—250	■	6,087	32.34	175.0	5.659
3	250—500		5,665	30.42	375.0	11.406
4	500—1,000	X	3,032	18.62	750.0	13.964
5	1,000—1,500	(O <sup>-</sup> )	2,896	19.64	1,250.0	24.554
6	1,500—2,000	(OHX)	2,035	14.69	1,750.0	25.711
7	2,000—3,000	(OXAV)	1,264	9.36	2,500.0	23.405
总计			25,694	140.23		104.851

a) 全部数值代表年数量。生产力值表示方法是：克/米<sup>2</sup>/年，或公吨/公里<sup>2</sup>/年干物质。平均生产力数（第6列）是地图上生产力间距（productivity intervals）的中点，水平1除外，因为它的生产量地减少反映了大量地覆盖非生产性的冰帽。最后的生产量数（第7列）是面积估算（第5列）和平均生产力值（第6行）的乘积。在因斯布鲁克图上实际出现的符号如第3列，其出现的次数，如第4列。

数，则世界性的平均值也许是一个有益的数字。

因斯布鲁克生产力图的第二种见解，是 Lieth 在他组合陆地-海洋的西雅图生产力图的陆地部分所应用而提出的。在第二种见解中，仅有六个水平，最后两个合而为一从 1500—3000 吨/公里<sup>2</sup>/年的一个间距。其他水平的面积也稍有差异，这是由于资料稍有不同的结果。对于这个组合水平6所应用的平均数——2000 吨/公里<sup>2</sup>/年（是以表 13-3 中 6 和 7 水平的相对面积为依据的）。从第二张因斯布鲁克图的 MAPCOUNT 估算，对于整个地球而言，其数值为  $92.6 \times 10^9$  吨/年；对于全世界平均值而言，则仅为 660.3 克/米<sup>2</sup>/年。

## 迈阿密·模型

陆地生产量的附加估算，是有利于预估以气候为依据的潜在生产力模型，迈阿密模型是以温度和降水量为基础的（Lieth, 1971, 1973），而蒙特利尔模型，则是以实际的蒸散量（evapotranspiration）



表 13-3 迈阿密模型生产力图的生产量估算<sup>a)</sup>

水平	生产力幅度 (克/米 <sup>2</sup> /年)	符 号 (叠印)	出现的次数	面积的估算 (10 <sup>6</sup> 公里 <sup>2</sup> )	平均生产量 (克/米 <sup>2</sup> /年)	生产量 (10 <sup>9</sup> 吨/年)
1	0—100	●	4,531	15.39	34.9	0.536
2	100—250	I	2,958	14.15	170.0	2.406
3	250—500	II	4,505	23.49	380.7	8.943
4	500—1,000	X	6,122	34.87	727.2	25.357
5	1,000—1,500	(O <sup>-</sup> )	3,126	20.43	1,222.2	24.969
6	1,500—2,000	(OHX)	2,884	20.36	1,743.2	35.489
7	2,000—3,000	(OXAV)	1,569	11.58	2,313.4	26.778
总计			25,695	140.22		124.478

a) 全部数值代表年的数量。生产力值是：克/米<sup>2</sup>/年，或公吨/公里<sup>2</sup>/年的干物质。平均生产力数值是各个间距中全部资料点值的算术平均数(第6列)。最后的生产量数(第7列)是面积的估算(第5列)与平均生产力值(第6列)的乘积。在迈阿密图上实际出现的符号数(如第3列)，在第4列，即其出现的次数。

为基础的(Lieth 和 Box, 1972)。迈阿密模型是以“世界气候图解地图册”(Climate-Diagram World Atlas) (Walter 和 Lieth, 1960—1967) 所记载的年平均温度和平均年降水量为根据的。所引用的一个资料集就有 1001 个资料点，每一个点伴随着一个温度值和降水值。所以分别在温度和降水量的基础上各个生产量的估算是直接可比的。完成了两种生产力的估算，一种仅是温度的函数，另一种仅是以降水量的函数，并从五大洲约 50 个可靠的生产力测定的一组中，引用了最小二乘方的公式，如第 12 章中所叙述的内容。在两种预估生产力值的当中，选用较低值作为迈阿密模型的生产力值，借以反映 Liebig 的最小量定律。然后提出迈阿密模型图，作为 1001 个预估生产力值的 SYMAP 统计图。在地表面的每一 15° × 15° 的样方中，应从总资料点中至少要选三个资料点，只要是地图册中有三个可以利用气候值。在迈阿密图中所引用的生产力间距，与因斯布鲁克图相同。迈阿密模型图的 MAPCOUNT 估算结果，如表 13-3 所示。由迈阿密模型所提出的陆地总生产量，用 MAPCOUNT 估算为 124.5 × 10<sup>9</sup> 吨/年干物质，而全世界平均值是 887.7 克/米<sup>2</sup>/年。这些数字较因斯布鲁克图高出约

19%。

## C. W. Thornthwaite 纪念模型

Thornthwaite 纪念模型 (或蒙特利尔模型 2) (Lieth 和 Box, 1972) 是以单一参数(实际蒸散量)的统计图模拟为根据的, 在某种意义上, 蒸散作用就是综合了温度和降水量的最重要的作用, 不是分开的量而它们是对植物同时发生影响。这些资料是 Geiger 取自于一张世界地图(Geiger, 1965), 它们既是来之不易, 又是不可能

表 13-4 Thornthwaite 纪念模型生产力图的生产量估算<sup>a)</sup>

水平	生产力幅度 (克/米 <sup>2</sup> /年)	符 号 (叠印)	出现的次数	面积的估算 (10 <sup>6</sup> 公里 <sup>2</sup> )	平均生产量 (克/米 <sup>2</sup> /年)	生产量 (10 <sup>9</sup> 吨/年)
1	0—100	●	5,728	19.68	5.7	0.112
2	100—250		1,775	9.79	195.7	1.916
3	250—500		4,930	26.51	410.1	10.875
4	500—1,000	X	5,711	32.34	736.7	23.827
5	1,000—1,500	(O-)	3,225	20.72	1,205.4	24.973
6	1,500—2,000	(OHX)	3,488	24.95	1,741.9	43.707
7	2,000—3,000	(OXAV)	844	6.27	2,120.0	13.297
总计			25,701	140.26		118.706

a) 全部数值代表每年数量。生产力值表示方法是: 克/米<sup>2</sup>/年, 或公吨/公里<sup>2</sup>/年干物质。平均生产力数(第 6 列)是各间距全部资料点值的算术平均数。最后的生产量数(第 7 列)是面积估算(第 5 列)和平均生产力值(第 6 列)的乘积。在 Thornthwaite 纪念图上实际出现的符号, 如第 3 列, 其出现的次数, 如第 4 列。

绝对准确无误的。蒸散作用的基本地图, 是由作者从 562 个资料点所组成的资料组而提出的。而最早的资料组是在陆地面积上成网格式分布的 360 个资料点所组成, 为了对 Geiger 地图的地形较高而又复杂的地区, 极需改进其等高线的分布而增加了 200 个资料点以资补充。Thornthwaite 纪念模型和迈阿密模型, 都是在可靠的生产力测定和相应的气候资料数值之间, 用最小二乘方导出的, 同时, 蒸散量值也是取自于 Geiger 图。所用的生产力值与迈阿密模型相同, 均为约 50 个值。在 Thornthwaite 纪念地图上的生产力

间距,与以前各种地图相同。用 MAPCOUNT 对 Thornthwaite 纪念地图估算的结果,如表 13-4 所示。由 Thornthwaite 纪念模型所提出的陆地总生产量,用 MAPCOUNT 估算为  $118.7 \times 10^9$  吨/年,而全世界平均值为  $846.3$  克/米<sup>2</sup>/年。其数字较因斯布鲁克地图约高 13%,但较迈阿密模型约低 5%。

## 海洋生产力图

海洋生产力地图是以分布在海洋表面约  $5^\circ \times 5^\circ$  网格上的 1621 个资料点为根据的,并记载于两个学生 (E. Hsiao 和 P. van Wyck) 所提出的 Lieth 的 1965 年地图中。与 1964 年图 (在因斯

表 13-5 海洋生产力图的生产量估算<sup>a)</sup>

水平	生产力幅度 (克/米 <sup>2</sup> /年)	符 号 (叠印)	出现的次数	面积的估算 (10 <sup>6</sup> 公里 <sup>2</sup> )	平均生产量 (克/米 <sup>2</sup> /年)	世界海洋生产量 (10 <sup>9</sup> 吨/年)
1	0—50	●	21,184	130.48	26.2	3.419
2	50—100		15,464	96.38	92.9	8.951
3	100—200	:	11,318	63.66	183.7	11.693
4	200—400	○	6,657	34.77	309.4	10.757
5	>400	(○+)	1,268	6.51	508.6	3.310
总计			55,891	331.80		38.130
按实际海洋面积的调整(表 13-7)				361.0		43.763

a) 全部数值代表每年数量。生产力值表示方法是: 克/米<sup>2</sup>/年或公吨/公里<sup>2</sup>/年干物质。平均生产力数(第 6 列)是各间距全部资料点值的算术平均数。最后生产力数(第 7 列)是面积估算(第 5 列)和平均生产力值(第 6 列)的乘积。在海洋生产力图上的符号,如第 3 列,其出现的次数,如第 4 列。

布鲁克图中)陆地部分的统计模拟不同,用海洋生产力图的资料估算生产力值,并与生产力水平指数相反。很多点的值为 50, 100, 200, 或 400 克/米<sup>2</sup>/年,而它们又恰在各水平间的交界处,这种结果是表明等高线与 1964 年地图未尽可能吻合。根据 1964 年图,西半球的数值特别低,但应该和东半球一样,在南纬  $60^\circ$  处应有同样高的生产力的藻类带。这种含义就是可能提高总生产量的估算



数字,接近于 Lieth 预估的年产量  $55.0 \times 10^9$  吨/年。海洋生产力的 MAPCOUNT 估算结果,如表 13-5 所示。海洋的总生产量的估算为  $38.1 \times 10^9$  吨干物质/年 (ton dry matter/year)\*, 而世界平均值约为 114.9 克/米<sup>2</sup>/年。这些水平仅及 Lieth 1971 年估算的约 70%,但是我们立即看到海洋面积不是像陆地那样低估了约 5.7%,而是以地球总海洋面积数字  $361 \times 10^9$  公里<sup>2</sup>为根据,低估了约 8.1%。海洋的世界平均值比陆地平均值可能要更有意义些,因为海洋地区生产力的范围(除北极冰帽以外)只有一个数量级而不是两个数量级。海洋平均值近似于大陆架面积的生产力水平,而上涌流区和礁群 (reefs) 尚不计入,或者是具有有利海流而生产量又最高的部分海洋的生产力水平。

### 误差的地理分布

虽然 SYMAP 略图和 MAPCOUNT 估算方法,使陆地面积低估了约 6%,由于几乎不生产的两极地区的存在,以致有些面积有所低估,正如前述,生产量的低估也就是必然的。所以对于面积低估的分布和生产量值的影响,应该进行较详尽地研究。至少应该承认,事实上生产量的误差决不能大于面积的误差,而更重要的是研究误差的性质。绝大部分误差可能在将来的模型中,修改陆地和海洋略图和调整 MAPCOUNT 估算的比例,而得到改正。因斯布鲁克图和海洋图经过深入地审查,为了研究陆地情况,并在生产力水平和模式相似性的基础上,将表 13-1 中 13 个陆地单元合并为如下的五组:

两极地区: 格陵兰、南极洲。

北部地区: 北美洲、欧亚大陆、冰岛。

潮湿热带地区: 菲律宾群岛、大洋洲、西印度群岛和巴哈马群岛、东印度群岛。

---

\* 原文 dry matter/year 显系有误。——译者注

大不相同地区：非洲、南美洲、澳大利亚。

温带岛屿地区：新西兰。

每组中面积低估值如表 13-1 差数所确定，每组的平均生产力数字，以表 10-1 中的数值为根据，也就是因斯布鲁克地图所依据的。大面积的北部大陆是特别重要的，在北美洲和欧亚大陆北方森林均未占有最优势的地位，由于这两个大陆的形状和位置以及低估面积是随着极地距离的减少而增加，而这两个大陆上大多数低估地区，如果不是北方森林占优势，就是和它相似的生产力水平的生物群落类型占优势（例如草原）。低估面积的分布及其对于因斯布鲁克生产力图产量估计的影响，则归纳于表 13-6。由于低估面积的  $1/3$  是永久地被冰层所覆盖，低估产量数约为  $4 \times 10^9$  吨/年，即为概略数  $104.85 \times 10^9$  吨的约 3.8%。在这些模型的基础上并应用平均生产力值，迈阿密图和蒙特利尔图可以得到相似的试验结果，但总模式大致相同，则低估生产量亦均约为 4%。

虽然，在陆地的低估地区大致是被永冻冰层或北部森林所覆盖，而海洋的地位则在某种程度上较为复杂。低估面积随着极地距离的减少而增加，而且绝大部分的海洋面积是具有较为均匀的低生产力水平。然而，总的模式由于下列两个因素而呈复杂状态。

1. 在两极地区附近出现较高生产力的带( $45^\circ-60^\circ$ )，特别是在南半球。
2. 海洋略图和陆地略图是不能互相适应的，所以在大多数陆块的西边和南边形成了一条窄狭的海岸间隙，而高生产力的带状地区，则是大陆架和海岸上涌流带所形成的。

因为在陆地和海洋同样地都有投影歪曲现象，我们可以认为 8.1% 的低估中，属于扭曲的约为 4.7%，而其它 3.4% 则属于遗漏面积，首先就是海岸间隙。对于由扭曲而引起的低估，在整个海洋面积方面最有效地计算，就是直接采用平均生产力数字： $115 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。对于海岸间隙、礁群、海湾，大陆架和上涌流带，直接采用平均生产力数字（第 8 章和第 15 章）的估量平均数字（以总面积为依

表 13-6 低估陆地面积的近似分布及其对于  
因斯布鲁克生产力图估算的影响<sup>a)</sup>

低估的生产力水平 (生物群落类型)	低估的面积 ( $10^3$ 公里 <sup>2</sup> )	低估的百分数	总陆地的 百分数	平均生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	附加生产量 ( $10^9$ 吨/年)
两极地区	2,865	33.9	1.92	5	0.014
北方地区	3,933	46.5	2.64	500	2.282
潮湿热带地区	822	9.7	0.55	1,800	1.479
大差异地区	824	9.7	0.55	650	0.537
温带地区	12	0.1	0.008	800	0.010
总计:	8,456	100.0	5.67		4.006

a) 陆地的五种类别, 根据相似的生产力水平而组合的, 列述如第 1 列。SYMAP-MAPCOUNT 低估面积, 单位为千公里<sup>2</sup>, 如第 2 列。低估总面积的分数值, 每一面积均为总低估值百分率之一, 如第 3 列, 每一个低估数字占地球总面积的百分率, 如第 4 列。平均生产力数字(第 5 列)是以表 10-1 中数值和已知植被盖度为根据的因斯布鲁克生产力图的概略平均值。附加生产量数字(第 6 列)是低估面积(第 2 列)和平均生产力(第 5 列)的乘积。

据)。然而, 这个数字必须减少, 因为具有生产的海岸地区, 不能由于略图海岸线不甚确切而不能全部略而不计。在某种程度上, 海岸生产面积仅有些改变而已, 而低产的广阔海洋与海岸面积相近而应该低估其面积。所以合理的总数字似乎应该大约是 300 克/米<sup>2</sup>/年。海洋生产低估的分布如表 13-7 所示。

表 13-7 海洋低估面积的概略分布及其对于海洋生产图估算的影响<sup>a)</sup>

面积低估的来源	低估的面积 ( $10^6$ 公里 <sup>2</sup> )	低估的百分数	总海洋面积低 估的百分数	平均生产力 (克/米 <sup>2</sup> /年)	附加生产量 ( $10^9$ 吨/年)
扭 曲	16.97	58	4.7	115	1.952
略图的间隙	12.27	42	3.4	300	3.681
总计:	29.24		8.1		5.633

a) 在第 1 列中列举了面积低估的两个来源, 并将概略低估百分率(根据总海洋面积  $361 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>, 见前表 13-6 讨论)与来源相应地记于第 4 列。每一来源的低估面积量(第 2 列)的计算是第 4 列的百分率乘整个海洋面积, 再乘以第 3 列中每一来源相应的低估百分率。平均生产力数字(第 5 列), 是以 Lieth 和 Box (1972) 的数值和已知的海洋植被区系的地理分布为根据的概略平均值。附加生产量(第 6 列)是面积低估数(第 2 列)与平均生产力(第 5 列)的乘积。

由表 13-7 可知, 海洋中误差的模式和陆地有所不同。所得的



附加生产量( $5.645 \times 10^9$ 吨/年)不能小于低估面积的 8.1%,而应为概略生产量数字  $38.1 \times 10^9$  吨/年的约 14.8%。附加数  $5.6 \times 10^9$  吨,再加上南太平洋高产带中的附加数,则其总值与 Lieth 的 1971 年  $55.0 \times 10^9$  吨/年估算值显著地接近。

## 意见和结论

Lieth 生产力图的 MAPCOUNT 估算,在地球生产量的各个方面,很快地提供了大量的新数值。当然,最重要的是整个地球的全部陆地和海洋生产量估算,并将其与本书所有的其他生产量估算,综合列举于表 13-8 中。从表 13-2 到表 13-5 中,所有的生产力地理分布的全部数值和资料,兹提出以下主要意见。

1. 在三种陆地地图中的全部数值和生产力分布模式一般是互相吻合的,并和其他科学家,如 Lieth (1973)、Whittaker 和 Likens (1973a, b), 和第 2 章等所提出的生产量估算,也是一致的。
2. 因斯布鲁克图的数值  $104.85 \times 10^9$  吨/年与 Lieth 的 1971 年和 1972 年的数字 ( $100.2 \times 10^9$  吨), 可以认为是吻合的,甚至于考虑到面积的低估,就是增加因斯布鲁克数字而使其接近为  $109 \times 10^9$  吨。对于海洋的数值  $43.8 \times 10^9$  吨/年,也可以认为是和第 8 章所提出的数字一致的。
3. 以气候为依据的迈阿密和 Thornthwaite 纪念模型较实际生产量的因斯布鲁克图,具有全部较高的生产量水平,其量的差异(分别为 19% 和 13%)和第 15 章中重新修订的世界性估算以及 Lieth 的估算 (1975) 意外地相吻合。而且事实上,迈阿密数字较 Thornthwaite 纪念模型数字稍高,无论是人为与否,这也是预期的和合理的,但迈阿密模型尚不包括水分流失对于生产量的影响。
4. 在任何结果的组合中,生产量分布的最显著差异是在以气候为依据的模型中,将极为一般的生产力水平从四等水平

表 13-8 对地球的各种生产量估算的比较<sup>a)</sup>

1	2	3	4
面积 (10 <sup>6</sup> 公里 <sup>2</sup> )	净第一性生 产量的估算 (10 <sup>9</sup> 吨/年)	方 法	来 源
陆地			
140	96 (38.4×10 <sup>9</sup> 吨碳)	测量 Lieth 的 1964 年 生产力图并核对每年全 球性 CO <sub>2</sub> 波动范围	Junge 和 Czeplak (1968)
149	109.0	用主要植被类型估算总和	Whittaker 和 Likens (1969), Whittaker 和 Woodwell (1971)
149	100.2	用主要植被类型估算总和	Lieth (1971, 1973)
149	116.8	用主要植被类型估算总和	第 15 章
140.2	104.9	因斯布鲁克生产力图的估算 (Lieth, 1972)	见表 13-2 (Box)
140.2	124.5	迈阿密模型的估算 (Lieth, 1972)	见表 13-3 (Box)
140.3	118.7	蒙特利尔模型的估算 (Lieth 和 Box, 1973)	见表 13-4 (Box)
149	121.7	用主要植被类型估算总和	Lieth (1975)
海洋			
332	46—51 (23×10 <sup>9</sup> 吨碳)	用主要带估算总和	第 8 章
361	55.0	主要带的估算	第 15 章
361	43.8	海洋生产力图的估算 (Lieth 和 Box, 1972)	见表 13-5 表 13-7 (Box)
361	55.0	主要带估算总和	Lieth (1975)

a) 陆地和海洋面积数字是以每一生产量估算为依据的, 如第 1 列所示。其生产量估算(净第一性生产量)在第 2 列。每一种方法的简要叙述如第 3 列, 作者及其结果如第 4 列。

(温带森林和丰富草原)转变为在实际生产力的因斯布鲁克图中的二等水平(次生林、贫瘠草原和半荒漠区)。

由于资料和模拟以及估算方法的性质, 没有考虑到结果具有决定性作用。然而, 这些结果也着重强调了 MAPCOUNT 方法的作用。

地球生产量的估算, 肯定不是只对整个用数字计算为目的, 而 MAPCOUNT 的组合选择和其他略图选择, 同样地能估算某些重

要的量,如

1. 围绕地球的各个纬度带中,总的与平均的生产量值。
2. 热带、南北温带、寒带、南北半球、东西半球等所提出的地球总生产量的百分率。
3. 对地球各个陆块的生产量数字,如各个大陆和较大的岛。
4. 各个国家的生产量值。

以上这些估算对于 MAPCOUNT 程序和新图的提出,尚需某些进一步的提炼过程,只有待诸以后发表。

【王业述译】



## 第14章 生产力测定的展望\*

Helmut Lieth

人们曾经询问,如果了解生态系统的干物质生产量,能获得对生态系统的何种洞察力呢?在第一性生产力的某些讨论中,我曾经听到将这些数字比喻为没有意义的沿街门牌号。这种比拟至少在基本方面是不恰当的;生态系统的第一性生产力是最根本的资源基础,并且是群落结构和功能赖以发展的运转收入。当生产力被认为是分析群落结构和组成的一种方法时,从生产力的研究可以得到较为深入的理解。借助于少数实例,本章的研究具有广阔的前景,生产力分为四个方面:层的生产力、个别物种的生产力、生产量和多样性以及生产力的化学成分。

其中某些方面是在北卡罗来纳大学与我的学生专题讨论中考虑过的;对在个别章节中合作的学生将予以学分。

### 层生产力(Stratal productivity)

由 Lieth(1953) 所描述的和在第 12 章里进一步考虑的两种关系必须注意它们彼此间的联系;即关于群系型与气候的图解(本书的图 12-1),以及关于生产力与温度和降水量的曲线(图 12-3 和图 12-4)。毫无疑问,生产力是植被结构的主要决定因素。当沿着温度或湿度梯度推移以及当生产力下降时,由此生产力维持的群落总趋势是在结构上变得较为简单和低级。因此,生产力部分地控制着图 12-1 和 Holdridge (1967) 以及 Whittaker (1970a,

---

\* 原文在目录中为生产力,在本章标题为生物量,为统一起见,改为生产力,根据作者的意见,生产力与生产量具有相同意义和概念。——译者注

图 3-8)的有关图解所示不同群系型所能占有的气候幅度。但是,群落的结构不能以生产力来预测,而且除了在广阔范围内,也不能以年平均温度和年降水量来预测。对于温度与降水量的某些组合可以合理地预测一定地区的顶极植被会是森林,荒漠或苔原。然而,气候对于植被而言是媒介,其它环境因子(有明显作用的是降雨的季节分布,火灾的频度和土壤的特性)才能决定植被究竟是林地、灌丛地还是草地。其中某些关系也是相对地可预测的,例如,一定降水量和温度的组合,在海洋性而又是夏季干旱气候的条件可分布革质叶的灌木丛,而在内陆平原而又是夏季多雨的气候,则可能出现草地。

虽然气候的植被型有相对的伸缩性,但关于第一性生产力的层的分布进一步对群落结构蓝图进行观察是需要的。某些层的关系是明显的。当生产力随着温度或湿度梯度而下降时,林冠层疏开,下层植物的生产力增加,直至灌木和草本植物在群落中成为优势。广义地说,乔木层生产力和下木草本层生产力之间有着互补的关系。在某些地区随着乔木覆盖度和生产力减少,灌木成为优势;而灌木覆盖度和生产力向着更干旱的环境而下降时,草就成为优势。因此优势度逐渐向下层移动。这些趋势符合于对于群落的压力效应(effects of stresses),如辐射 (woodwell, 1967)。这种压力效应也可能引起生产力的下降。在其它地区,森林疏开成为疏林地,这就给草地开辟了道路,若气候更干旱,草地就会被荒漠灌丛所代替。在某些情况下,灌木层和草本层存在着互补关系,一方面增加而另一方面就减少;在另一些情况下,其它的层随着乔木层的减少而一齐减少。

图 14-1 说明了层生产力随着湿度梯度而变化的两种情况。在田纳西州的大烟山区 (Whittaker, 1966) 当乔木层生产力向更干旱的环境下降时,灌木层增加,并与乔木层分享优势地位。而草本层的反应是双峰的,一个峰值出现在湿度梯度中生性一端的最适宜的湿度条件下,而第二个峰值则在干旱端,在那里乔木层和灌木层的有限生产力和覆盖度相结合,使草本植物有较充足的光照。

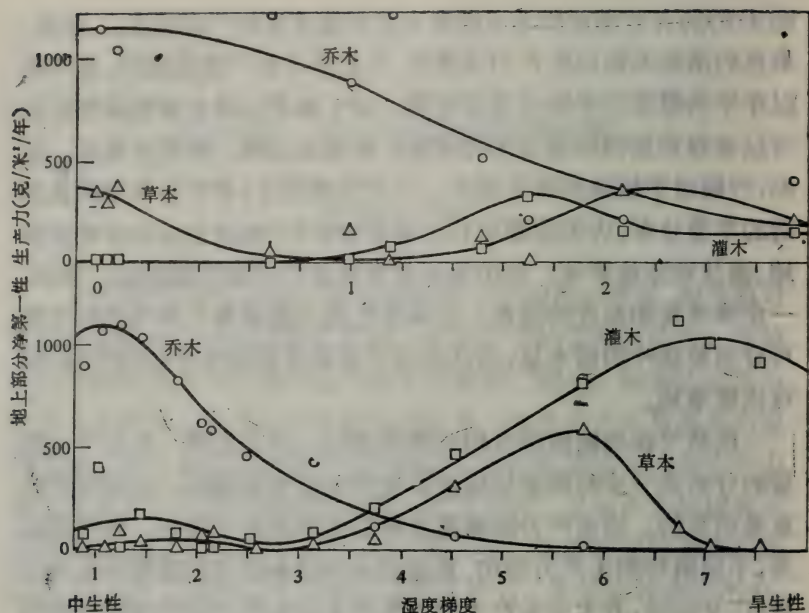


图 14-1 随着湿度梯度而变化的层生产力的趋势。○，乔木层；□，灌木层；△，草本层；所有的值均为地上部分干物质重。随着水平轴上湿度梯度而变化的样品相对位置的平均重量指标。(上图)田纳西州大烟山区。谷地林(中生性)经过松林到松树、石楠林(旱生性)。(草本层的值均乘以10使其具有相同的比例) Whittaker 的材料 (1966) (下图)亚利桑纳州圣卡塔林纳山区,高山冷杉林(中生性)经过松林、硬阔叶林及荒漠草原到索诺拉 (Sonoran) 半荒漠(旱生性)。(灌木层和草本层均乘以 10; 半荒漠的大灌木和小乔木均作为灌木) Whittaker 和 Niering (1975) 的数据

在亚利桑纳州,圣卡他利娜山区,下木生产力随着乔木生产力下降而增加 (Whittaker 和 Niering, 1975)。开始时,灌木层和草本层同时增加,但是趋向较为干旱环境时,草本植物的生产力下降而灌木的生产力增加(在更干旱的气候里灌木层再行下降)。灌木层和草本层两者在中生性最强的森林里表现出有一个次要生产力的第二个峰值。

从上述实例表明不能希望有简单一贯和可以预期的各种模式。在不同的气候条件下,就有不同的层次关系,具有不同进化历史的植被层的关系可能完全不同——比方说在澳大利亚与北半球



比较。然而，有趣的是：首先是确定生产力对不同类型的群落结构所规定的界线，其次是以不同层次和生长型中的生产力模式或生产力谱(productivity spectra)确定主要群落类型的特征，而第三则是在不同环境类型中，研究层生产力关系的规律性。

## 物种的生产力(Species productivity)

在任何生态系统中，生产力都是由其中的物种共同承担的。如果分析天然群落中物种的相对产量分布，就可以观察到有两种情况是几乎不存在的：(1) 在一个群落中所有的物种生产相等的量；(2) 一个物种的生产量就是整个群落的第一性生产力。(某些群落，如盐沼泽，在这种群落中在有限地区内只有一种维管束植物，但甚至在这些群落中也存在其它进行光合作用的物种。)

试图在生产水平上将人类社会系统与天然生态系统加以比较时。Petrall (1972) 分析了一定群落中物种相对重要性的大量植物社会学表。他评价了按盖度的百分率表示物种重要值(importance values)的植物社会学表。这些数字被用来绘制总计曲线，如图 14-2、14-3 和图 14-4 所示；物种的相对重要性由最不重要的物种到最重要的物种累积而得。在这样的图中，同等重要性的例证在坐标 0, 0 和 100, 100% 之间产生一条  $45^\circ$  的直线。单种栽培的事例形成一直线与纵坐标平行而无横坐标。这种情况较为现实的例子是农田，大量的除草导致所期望的作物种成为优势群丛和不同数量的生产力小的弱势种。这种群落将形成一条斜度很大的凹形曲线，曲线的一端(弱势种)几乎与横坐标平行，而另一端(优势种)急剧地上升到 100, 100% 的角上。

以下三个图均表明物种重要性的图解分析的结果。图 14-2 表示不同森林生态系统的三种实例。曲线为双曲线，具有几乎相等的两个侧枝，双曲线的拐点沿着等分  $x, y$  数域的一  $45^\circ$  线而移动。

图 14-3 表明的是由于水分或温度所引起的自然环境压力下

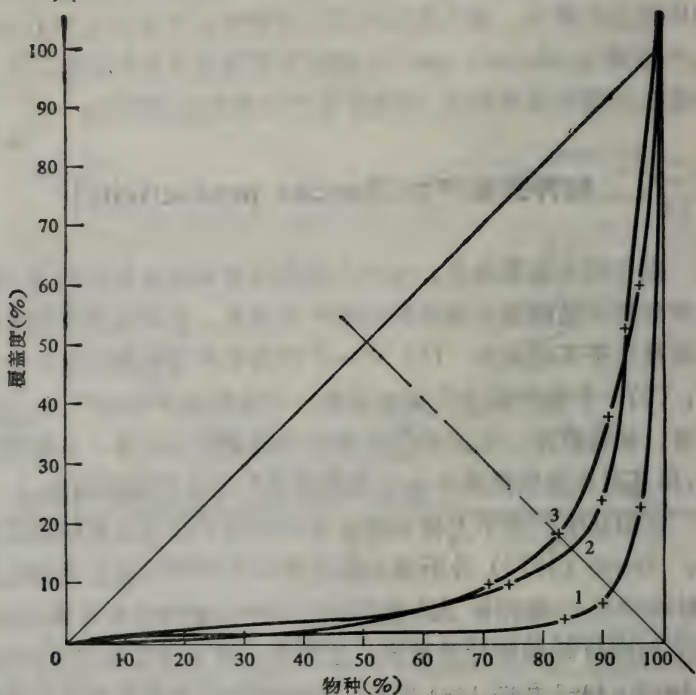


图 14-2 无显著压力的植物群落。曲线 1, 松林的先锋阶段[北卡罗来纳, 杜克 (Duke) 森林]; 曲线 2, 有顶极物种侵入的老松林[北卡罗来纳, 杜克森林]; 曲线 3, 热带雨林。由 Pettrall(1972) 用 ARPA (1968) 和 Whigham(1971) 的资料绘制

的草原和苔原群落。这种压力使曲线趋向于理想的, 较为合理的(平均的)状态。各个拐点趋向低于  $-45^\circ$  线以下。并将图中第 5 条曲线的资料分别列于表 14-2 中的第三列和第四列。这些资料与其说是植物社会学的估测不如说是生物量值。

图 14-4 表明在严格经营管理下的几个群落。经营的草原群落属于图 14-3 所描述的同一模式。严重损害保存物种数量的极端经营压力将导致组成不均衡并把拐点推到曲线的极右端(曲线 1)。

这种调查的意义对于生态系统的理解可能有它的重要性。我

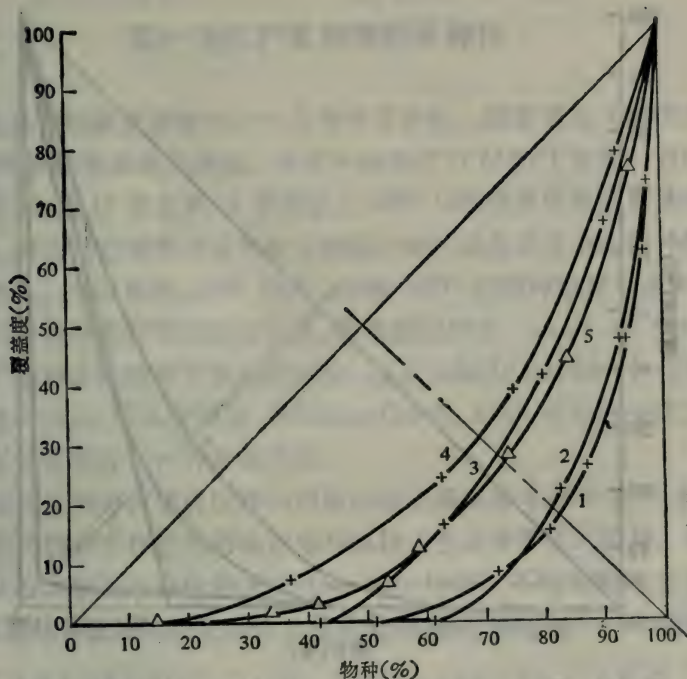


图 14-3 在自然压力下的植物群落。曲线 1, 热带草原(象牙海岸); 曲线 2, 高山苔原(阿尔卑斯山); 曲线 3, 干草原(摩洛哥); 曲线 4, 北极苔原(巴芬岛)[由 Petrall(1972)用 Lemée(1952), Dansereau (1954), Reisigl 和 Pitschmann (1958—1959) 以及 Adjanohoun (1962) 资料绘图]; 曲线 5, 草原生物群落, 美国国际生物学计划(U. S. I. B. P.) 地上部分生物量资料

们假定图 14-2 和图 14-3 中的曲线表示稳定群落的现状。减少外部的压力, 则群落相应地具有较高的平衡性, 即增加重要值序列中相邻物种重要值的相似性。严重的不自然的经营不仅导致一些物种急剧地减少, 而且使一个物种或极少数的几个物种明显地与次要物种区分开来, 如图 14-4 中的曲线 1 和曲线 2。

不同种类的重要值(生产力, 生物量, 覆盖度及物种叶面积指数)均可以用于这种处理; 其中生产力为群落功能最根本的表现形式。图 14-2, 图 14-3, 图 14-4 的优势度曲线是 Williams (1964),



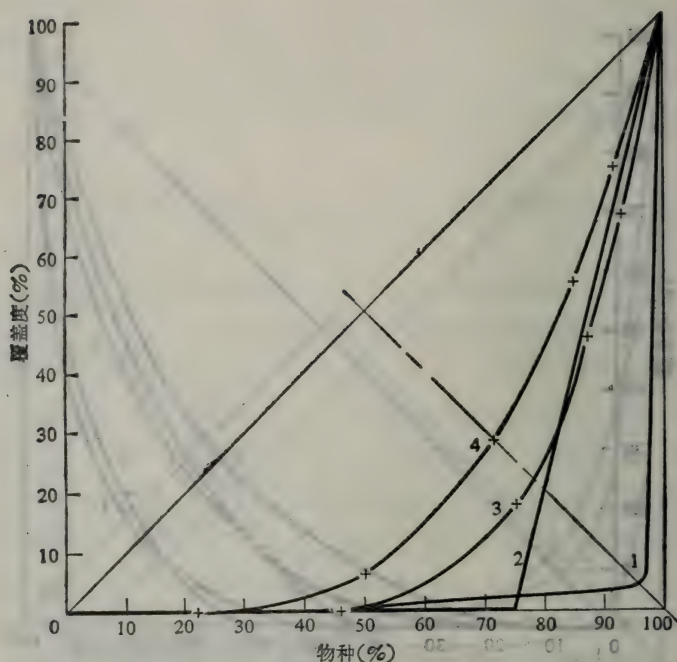


图 14-4 不自然经营下的植物群落。(以 Lieth, 1953 的资料为例。)  
 曲线 1, 有杂草的谷类作物; 曲线 2, 严重践踏过的牧场; 曲线 3, 践踏过的低湿地小路; 曲线 4, 践踏过的干旱高地小路

MacArthur (1960), Whittaker (1965, 1970a, 1972) 及其他研究者用其它形式研究的各种曲线的转变形式。由这类曲线可提出的解释是有限的, 因为一条已知状态的曲线可产生于基本群落过程中所引起的一个以上的假设 (Cohen, 1968; Whittaker, 1969)。然而, 当这些曲线在形状上有明显地差异时, 基本群落特征的差异可由其形状表示。

这种考虑可能具有真正的实用价值。现代农业和林业系统用巨大的力量维持由图 14-3 曲线所表示的现状。按图 14-1 和 14-2 的模式考虑未来的农业系统可能是有价值的, 因为这种模式可以节省大量的费用和劳动, 而且为景观所提供的保护胜过现行经营方案。

## 第一性生产量与物种多样性

生态学的最重要特性之一是物种多样性,随着极地(海拔高度)到热带低地逐渐地增加。净第一性生产力(NPP)在同一方向内增加,如第10章及第11章所述。NPP与物种多样性应当是相关的,因为已经观察到这种相关性和NPP就是群落中的物种的功能收入。可以推断,NPP越大,分摊NPP的物种数量也越大。生产力对物种多样性的依存关系,曾被提出作为Connell和Orias(1964)物种多样性调节假说的部分;而且MacArthur(1969)也提出过这种论点;而不同的是,Whittaker(1965, 1969)否认在生产力与多样性之间存在一种普遍关系。

由于还没有发现可以作为群落比较的基本参考面积或样本,在陆地上物种多样性的精确定量和比较还存在着严重的障碍。数以千计的水域生态系统的方法(Sanders, 1968)不能在陆地上应用,因为高等植物物种之间大小差异悬殊,其范围超过3—4个数量级。

Steve Leonard<sup>1)</sup>在课程计划中试图评价在一个区域内许多不

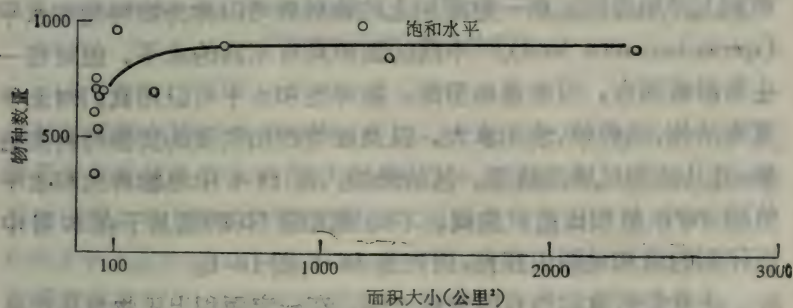


图 14-5 依据物种/面积曲线确定物种饱和水平。资料来自北卡罗来纳州。横座标; 植物区系的面积大小, 以公里<sup>2</sup>

表示; 纵座标; 物种数量/区系

1) S. Leonard. 物种多样性计算机模型的初步准备。北卡罗来纳州: 北卡罗来纳大学 Chapel Hill, 地植物学课程计划, 1972—1973。

表 14-1 北卡罗来纳州在不同大小的地区区系中的物种数

地 区 和 县	面积(公里 <sup>2</sup> )	物种数量
Bullhead Mt. Allegheny	1.3	334
Island Creek, Jones	4	614
Deep River, Chatham and Lee	6	710
Umstead State Park, Wake	15	734
Bluff Mt. Ashe	16	680
Morrow Mt. State Park, Stanley	17	532
Uwharrie National Forest (Part Moutgomery)	44	694
Deep River, Randolph and Moore Counties; Neuse River, Wake, Durham, Granville	129	985
Sandhills	251	675
New Hanover	583	885
Jones	1213	987
Rowan	1365	787
Robeson	2461	810

同大小的植物区系来确定通常在植物社会学中所采用的最小面积法是否适用于本文中。表 14-1 和图 14-5 说明了他在北卡罗来纳州的结果。图 14-5 表明在一定的生物群落内,物种数量在一定的面积上开始稳定。在一定面积上的物种数可以称为物种饱和水平(species-saturation level)。不同的面积具有不同的水平,但对每一生物群落而言,可能是典型的。物种饱和水平可以用我们对北卡罗来纳州、纽约州、北加拿大,以及极地西伯利亚的资源材料来估测,并且达到足够的精度。其结果编入图 14-6 中用物种饱和水平值同 NPP 值相比绘成曲线,不同地区的 NPP 值易于在本书中所印制的表和地图中获得,例如表 10-1,图 10-1。

由我们所掌握的有限资料表明,在一定面积上干物质生产量及其物种饱和水平之间存在着某种相关。按现在的精度,只有在大不相同的地区(如不同生物群落)才可能有效地加以区别。然而,我们初步调查研究提出,可以应用这种关系来描述各主要群落类型的“最大物种负荷量”(“maximum species load”)。图 14-6 提



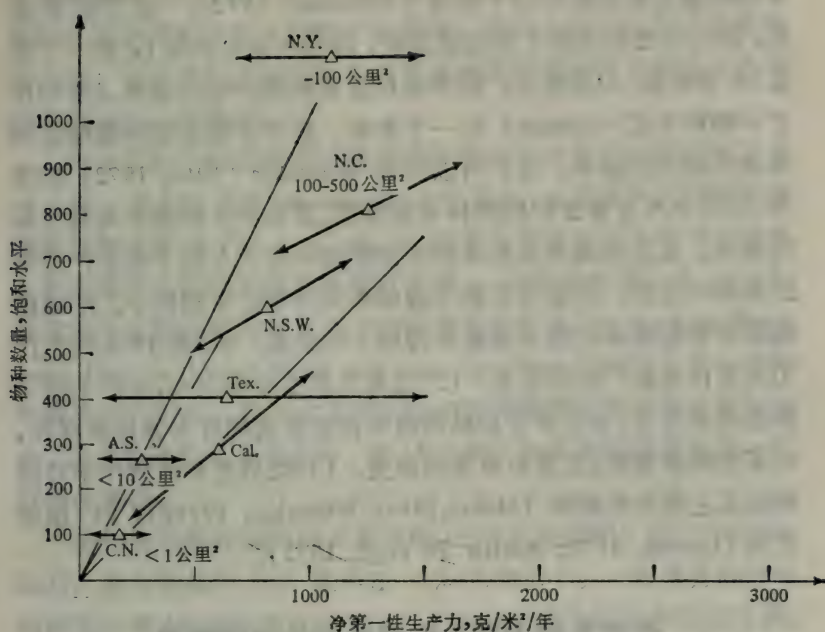


图 14-6 物种饱和水平与净第一性生产力的对比。N.Y = 纽约州；N.C = 北卡罗来纳州；Tex = 得克萨斯州；Cal = 加利福尼亚州；A.S = 极地西伯利亚；C.N = 北加拿大；N.S.W = 新南威尔士。由 Blake 和 Atwood (1961), Williams (1943) (1964), Good (1964), Frodin (1964), 和 Van Balgooy (1969) 的资料成图

出对其面积负担的每个物种取 1—1.5 克/米<sup>2</sup>/年的 NPP 水平。对于个别地区性群落进行多样性和生产力比较时，这种关系可能不会出现。物种数 ( $S$ ) 和面积 ( $A$ ) 的关系可以合理地用下列公式  $S = a + b \lg A$  或  $S = cA^z$  拟合 (MacArthur 和 Wilson, 1976)。主要群落类型(生物群落或群系)可以不同，并可以用同  $S$  和  $A$  相关的系数  $d$  说明其特性。

应该提出对于复杂性的另一关系。不仅可能确定一定群落类型的饱和面积，而且可能确定临界面积，即所有物种中每个个体的平均面积。 $A_0 = A/N = \exp[(1 - a)/d]$ ，其中  $N$  是一个大小为

$d$  的样地里全部物种的个体数 (Whittaker, 1972)。临界面积愈小, 则一定面积上的个体数就愈多, 因而在该面积里 ( $d$  的一个定值) 的物种数 ( $S$ ) 就愈大。临界面积是影响至少部分依赖  $d$  值的样方中物种丰度 (richness) 的一个变量, 其中  $d$  值是物种数随面积增加而增加的速率。我们可以回顾 Whittaker (1969, 1972) 的观察, 即在下木发育良好的疏林地和草原, 其物种多样性平均高于郁闭森林。在这些疏林地和草原中植物的平均大小和个体生产力均比森林中为低, 其临界面积与森林和荒漠相比可能较小。陆地植物群落的观测多样性不能解释为如下的结果: (1) 图 14-6 的生产力相关作为最广泛的关系; (2) 这种关系由平均大小, 生产力或个体面积来改变, 在许多非森林群落中存在较高的样本物种多样性, 对某些特殊群落, 还要有更多的改变。(3) 优势度和植物化学分泌物对其它植物的影响 (Muller, 1966; Whittaker, 1970b), (4) 演替状况 (Loucks, 1970; Auclair 和 Goff, 1971)。

## 生态系统内和生态系统间的化学差异

以前的讨论集中于有关物种多样性的经典概念。第一性生产者物种数的多样性无疑会反映在消费者物种的多样性中。绝大部分消费者物种对一定的第一性生产者物种或这些物种的一定组织均具有选择性。消费者对于食物(能量)源所具有的特殊性已被动物生态学和生理学所承认, 但是, 它还没有充分地结合于生态系统的模型中。

食物一旦被摄入, 就受到消化酶系统的作用。各个物种的酶系统是很不同的, 消费者物种仅能消化特殊的化合物或仅能对植物组织内的某些次生物质适应或使其失去活性。对于这些物种, 化学能必须以特殊的形式被利用, 这就提示我们不仅要从事物的多样性来观察生态系统, 而且要从化学多样性或不同营养级化学差异的观点来观察生态系统。本节所述的许多事实已经为人类食品工艺学和动物饲料工艺学所充分承认。从这些领域获得的知识

未来可充分应用于生态系统的研究。我们要说明如何评价生态系统的化学组成和比较不同的生态系统，同样也指出这种比较是有意義的。目前我们必须把我们对化学物质的辨别限于食品工艺学现在所用的一般类别。

将详细的干物质生产力数据换算为化学成分的过程列举于表 14-2 中。我们采用了 Risser (1971) 的资料, 这个资料说明在美国国际生物学计划 (U. S. I. B. P) 的某些草原立地条件中其营养生长末期总生产力的物种组成百分率。几乎所有列入表 14-2 的科或族均包括在美国和加拿大饲料营养资料集 [the Atlas of Nutritional Data on United States and Canadian Feeds (1971)] 所公布的常规化学分析中。在一定生态系统中对特殊物质的分析会更加合适, 但这类资料尚不具备时, 表 14-2 对于初步论述还不失是一个有用的基础。

生物量在物种间的分布是与图 14-3 的曲线相一致的(曲线 5 和 3)。总生物量的 75% 集中在 30% 的物种中。一般优势种含有高的粗纤维(结构碳水化合物)水平和低于平均百分率的蛋白质。在表 14-2 中末端的物种具有相反的情况(高蛋白质水平和低粗纤维值)。这并不足以为奇, 优势种在林冠层充足阳光下而具有高生产力, 并将其大量生产收益用于结构纤维素、半纤维素和木质素, 并靠这些结构防止分解, 而次要的物种节约结构组织, 而集中于光合作用的基本组织和根组织。

从消费者的观点来看第一性生产者的化学组成, 我们发现能利用可溶性碳水化合物(无氮提取物)的物种通常仅利用生物量的 40—60%, 而只能利用蛋白质的物种则在这一特定草原上很少发现含 20% 蛋白质的饲料物种。对于要求脂类的消费者来说, 情况甚至于更为严重, 因为醚提取物通常在总生物量的 5% 以下。提出某些有意义的关系: (1) 群落中结构组织的比例必需与生物量积累率 (BAR) 相关 (Whittaker, 1966, 见本书第 15 章) 并与动物所获得的植物组织的比例相关 (Whittaker 和 Likens, 1973, 见本书第 15 章)。有高结构组织量及 BAR 的温带森林中, 大部分情



表 14-2 草原地上部分生物量的化学组成; 按各物种营养研究的化学分类<sup>a), b)</sup>

科 或 族	2	最上层活生物量组成											14
		3	4	5	分		粗纤维		9	乙醚提取物		12	13
					%	克/米 <sup>2</sup>	%	克/米 <sup>2</sup>		%	克/米 <sup>2</sup>		
蜀黍族 (Andropogoneae)	须芒草	24.2	384.3	6.6	25.4	34.3	131.8	2.3	8.8	50.2	192.9	6.6	25.4
虎尾草族 (Chlorideae)	格兰马草	15.9	253.7	9.1	23.1	32.0	81.2	1.6	4.0	50.3	127.6	6.9	17.5
菊科 (Compositae)	紫菀 ( <i>Aster</i> sp.)	15.7	250.1	7.6	19.0	21.1	53.5	4.1	10.4	58.8	149.2	8.4	21.3
狐茅族 (Festuceae)	羊茅	9.5	151.7	7.5	11.4	31.9	48.4	2.9	4.4	48.1	72.9	9.6	14.6
豆科 (Leguminosae)	胡枝子 ( <i>Lespedeza</i> )	6.7	107.2	7.4	7.2	44.9	48.1	2.1	2.2	32.8	35.2	12.8	13.7
仙人掌科 (Cactaceae)	仙人掌 ( <i>Opuntia</i> )	5.4	85.8	16.4	4.6	13.7	11.7	1.8	1.5	63.9	54.8	4.2	3.6
针茅族 (Stipeae)	针茅	5.4	85.4	9.9	8.4	36.7	31.3	1.9	1.6	43.2	36.9	8.3	7.1
鼠尾粟族 (Sporoboleae)	草原鼠尾粟	4.2	67.5	10.8	7.3	31.8	21.5	1.8	1.2	43.4	29.3	12.2	8.2
小麦族 (Triticeae)	小麦	3.9	62.4	6.5	4.0	27.9	17.4	3.8	2.4	49.8	31.1	12.0	7.5
百合科 (Liliaceae)	丝兰 ( <i>Yucca</i> )	2.3	36.9	7.1	0.5	42.7	15.7	2.0	0.7	40.5	14.9	7.7	2.8
藜科 (Chenopodiaceae)	藜	1.4	22.7	6.4	1.5	19.3	8.4	7.2	2.6	52.0	19.2	15.1	5.6

黍族 ( <i>Panicum</i> )	1.4	21.4	13.1	2.8	38.3	8.2	1.3	0.3	38.8	8.3	2.5	1.8
藨草科 ( <i>Boraginaceae</i> )	0.8	12.5	11.6	1.4	10.6	1.3	3.3	0.4	51.7	6.5	22.8	2.8
莎草科 ( <i>Cyperaceae</i> )	0.6	9.5	7.7	0.7	30.2	2.8	3.2	0.3	49.3	4.7	9.6	0.9
石竹科 ( <i>Caryophyllaceae</i> )	0.6	9.1	16.7	1.5	19.2	1.7	—	—	—	—	10.6	0.9
扁芒草族 ( <i>Danthonieae</i> )	0.5	7.6	4.6	0.3	30.2	2.3	3.6	0.3	52.1	3.9	9.5	0.7
锦葵科 ( <i>Malvaceae</i> )	0.3	5.6	16.8	0.9	21.2	1.2	2.7	0.2	36.9	2.1	22.4	1.2
蔷薇科 ( <i>Rosaceae</i> )	0.3	5.3	3.9	0.2	21.2	1.1	17.9	0.9	36.9	1.9	17.4	0.9
燕麦族 ( <i>Aveneae</i> )	0.3	4.0	7.2	0.3	34.6	1.6	2.3	0.1	46.7	2.2	9.2	0.4
大戟科 ( <i>Euphorbiaceae</i> )	0.3	4.3	11.0	0.4	13.0	0.5	4.1	0.2	57.5	2.5	14.4	0.6
柳叶菜科 ( <i>Onagraceae</i> )	0.3	4.0	7.9	0.3	20.0	0.8	3.0	0.1	45.7	2.2	14.4	0.6
总量或平均值:	100.0	1591.8	7.6	121.2	30.8	490.5	2.7	42.6	50.2	798.3	8.7	138.1

a) 材料来源: Risser(1971); 美国及加拿大饲料营养资料大全, 由 Reader 编表。

b) 1—14 列: 科或族 [2] 列出的代表植物名录是按 Risser (1971) 在法国提出的 IBP 的草原立地条件; [3] 以科或族为代表的 % 组成; 科族所有成分的地上部分最高生物量是按 Risser (1971) 的报告。[5、7、9、11、13] = % 是按美国和加拿大饲料资料大全对植物地上部分第二列资料构成。[6、8、12、13] = % × 第 4 列。

况下动物所获得的 NPP 约在 10% 以下；在结构组织量和 BAR 均较低的草原上，动物至少可获得地上部分 NPP 的 10—30%；在浮游植物群落，除细胞壁以外没有结构组织量而且 BAR 大大低于 1.0，动物可以获得 20—60% 的 NPP。(2) 某些有机体，特别是能够消化纤维、半纤维和木质素的真菌，它们在群落中的重要性同 BAR 成正相关，与动物所获得的百分率成反相关。(3) 在群落中各异养物种的生产力应取决于它们所能利用的那一部分自养生物生产力在群落中所占的比例，乘以生产力中它们能消化和同化的化学物质的比例，再乘以由种群控制所限制的容纳量的比例。(4) 异养物种的多样性应取决于自养物种的化学多样性。群落具有全部自养物种所共有的结构的和原生质类型化合物的初级化学核心，和各自养物种不同的一系列次生化合物。这些次生化合物据信主要是防御异养物种的 (Fraenkel, 1959; Whittaker 和 Feeny, 1971)。由于一定的异养物种在其食物范围内只能忍受一定限量的次生化合物，而这类物质的总群落幅度将表现在异养物种的多样性中。

进一步要研究的问题是：在不同的群落的 NPP 中究竟有多大部分投入他感化学物质 (allelochemical substances)? 在不同的群落中这些部分与环境、群落结构、以及食草动物压力的关系如何？长命物种和组织是否应较短命物种和组织消耗更多的 NPP 用于次生物质（包括木材中的木质素，丹宁和常绿叶中的树脂）？在不同的群落中普遍的他感化学物质类型是否有显著的差别？Muller (1970) 提出挥发性他感化学物质，尤其是萜类在某些干旱或半干旱气候下较为普遍，而水溶性他感化学物质，特别是酚化物，在湿润的气候条件下较为普遍。在几种生态系统中如草原、热带森林及硅藻群落防御食草动物是靠无机物，如硅。草原群落将硅颗粒集中于植物组织中所耗费的能量，具有减少牧食强度的作用，但仍然很不清楚。

没有任何数据来回答这些有关的问题。然而，我们的探讨是极其初步而相对粗略地汇集了群落的化学特性，使用了从北卡罗



来纳大学的讨论会文献中引用的资料<sup>1)</sup>。为了深入地理解差异的可能范围,我们选择如下的生物群落类型,一个淡水湖、温带草原、夏绿阔叶林和针叶林。对每一类型均试图按三个营养级整理资料,第一性生产者,消费者和分解者。我们将不得不把不同来源的资料进行综合并根据类似而不是严格可比的物种类别中计算化学组成。表 14-3 必须认为是一种示范性的计算而不是结论性表述。然而,表中的数字如此悬殊是值得注意和讨论的。

不同营养物质种类的百分数,对于说明在不同群落中光合作用产物在不同化学物质种类中的分配是有意义的。从水生植物到草本植物(草原类型作为代表)到森林,每经过一阶段灰分数量约减少一半。相反地,结构碳水化合物每经过一阶段其数量约增加一倍。非结构碳水化合物量在水域和草本陆地生态系统中是相似的,但在森林却减少二分之一。蛋白质水平经过一阶段约减少一半。脂类成分在水生植物中较草原和阔叶林中为低,而在阔叶林和针叶林之间则有明显的差异。表 14-3 所示浮游生物生态系统中低脂类含量似乎和在表 3-1 中的高能量值有矛盾。只有乙醚提取物含量高能使植物性物质的燃烧值接近于 5 千卡/克;仍需作进一步的研究。有意义的是针叶树木材有高含量的乙醚提取物使针叶林的燃烧值明显提高。我们在第 10 章讨论过这种可能性,这可能是被子植物代替了曾经一度是占据全世界最大部分面积的裸子植物的一种理由。也曾经认为脂类和树脂的高含量及其高燃烧性是把某些针叶树种和桉树用于燃烧的原因 (Mutch, 1970)。

表 14-3 中的消费者方面表明在三个生态系统类型中,任何特殊的化学种类之间的同化分配作用很少是一致的。这种差异是出现于分类群之间而不在生态系统之间。脊椎动物显然不具有结构性碳水化合物,而昆虫则含有 5—10% (几丁质);而灰分和蛋白质

---

1) 这个资料是由 R. J. Reader, P. Carlson, W. Martin, R. Kneib, G. P. Doyle, 及 B. Katz (北卡罗来纳大学的学生, Chapel Hill)。在表 14-3 中详列的资料汇编成的。在计算机检索资料方面,蒙 P. Pinco (杜克大学), N. Ferguson 及 J. Gillett (两人均在橡树岭国立实验室)的帮助。

表 14-3 几个生态系统类型干重的百分数在化学上的差异<sup>a, b, c)</sup>

1	2		3	4		5	6	7	8	9
生态系统	化学种类:		灰分	结构碳水化合物 (粗纤维)		非结构碳 水化合物	蛋白质	乙醚提取 物或当量 (脂肪)	总计	材料来源 <sup>d)</sup>
	物种和注释			纤维	半纤维					
A.第一性生产者	针叶林	成熟阶段生物量	0.3	43.5	14.5	30	1.1	1.3	98.4	1,2,3,4
		生产力	4.2	44.1	8.7	18	15.5	4.0	100.3	1,2,3,4
	夏绿落叶阔叶林	现存生物量	0.3	46.6	24	20	0.8	2.5	96	1,2,3,4
		生产力	4.2	37	14.4	12	22.5	6.4	2.8	99.3
	温带草原	地上部分最高生物量	7.6	30.8		50.2	8.7	2.7	100	14-1 表
淡水湖	浮游生物	14	18		50	17	1.5	100	4,5,6	
	大型植物	—	14-20		43-60	8-19	1-2.5	100	7	
	底栖藻类	—	9-17		36-44	5-18	0.7-2	—	7	
	香蒲 ( <i>Typha</i> )	—	30-39		38-48	7-12	1.5-3.5	—	8	
	蘆草 ( <i>Scirpus</i> )	6.5(摆动)	33		53	7	0.5	100	9	
B.消费者	温带森林	等足目 ( <i>Isopodae</i> )	6	9		19	63	3	—	10
		同翅目 ( <i>Homopterae</i> )	3	10		10	73	4	—	10
		鞘翅目 ( <i>Coleopterae</i> )	3	4		18	71	5	—	10
		双翅目 ( <i>Dipterae</i> )	6	6		24	61	3	—	10
		蚁 科 ( <i>Formicidae</i> )	2.6	6		24	67	3	—	10

蛛形纲 (Arachnida)		2.4	3	17	74	3	10
套州大黑蚊 ( <i>Camponotus herculeanus</i> )		28.5	36		30	5.5	11
火鸡(食用部分)		2	?		63	35	12
牛(全部)		17	?		56.4	25.6	13
昆虫		3			67	3	10 平均
鸡(食用部分)		8.6	6	24	49	38	4
小牛		11	?	?	41	47	14
羊		8-10.5	?	?	33-47	42-57	13, 14
浮游动物		15	9	16	50	10	6
鲤鱼 } (食用部分)		8.4	?	?	89.5	3.1	15
蛙鱼 }		3.4	?	?	71.4	25.2	12
鱼类(全部)		4-16.3	?	19	50-64	1.2-13	4, 12, 15, 16
带丝蚓 ( <i>Lumbricus</i> )		5-23	16-18		53-64	5-6	17
<i>Eisenia rosea</i>		16	19		61	4	17
真菌菌丝:							
帚霉属 ( <i>Gliocladium</i> )		?	8.4	34.4	21	22.4	18
根霉属 ( <i>Rhizopus</i> )		5.5	2	2	39	9.7	18
青霉属 ( <i>Penicillium</i> )		?	5.5-10.6	45-60	12-16	1.4-34.5	18
瘤梗霉属 ( <i>Phynatotrichum</i> )		6.2	?	32.4	24	4.5	18

- a) 此表本是 chapel Hill 北卡罗来纳大学实习的材料。参加这项的有 H. Lieth, J. R. Reader, W. Martin, P. Carlson, G. Doyle 及 R. Kneib.
- b) 综合表取于 H. Lieth (1973), 对比生态系统和它们营养级的化学差异, 在系统生态学中一个新观点的探讨, USIBP EDF 生物备忘录报告 6-73.
- c) A-C 部分: 它的数量由文献中抽引, 数据的百分数由平均值组成。
- d) I. Wenzel(1970); 2. Kollmann(1968); 3. Hillis(1962); 4. 营养数据资料大全(1971); 5. Risse, 在法国 (1971); 6. Birge 及 Juday (1922); Pourriot 及 Lebourgne (1970); 7. Welch (1953); 8. Hegnauer (1963); 9. Seidel (1955); 10. Stiven (1961); 11. Bump (1947); 12. Davis (1970); 13. Jordon (1912); 14. Kleiber (1961), 15. Heen 和 Kreutzer (1962); 16. Boyd(1970), Borgstrom (1962); 17. French 等 (1957); 18. Cochran(1958)。



水平是相似的；然而，乙醚提取物水平(类脂)在脊椎动物较无脊椎动物高出 10 倍。未来的比较研究应揭示生态学意义的更多细节。

第一性生产者和消费者之间的比较表明，对全部生态系统而言，消费者蛋白质浓度较生产者高出约 10 倍，而结构性碳水化合物浓度为二分之一或更少，非结构碳水化合物浓度相似至一半，而灰分的浓度相似或较高。后者对脊椎动物同样是适用的，因为它们用无机物强化蛋白质构造来维持它们的身体结构。表 14-3 表明鱼类的灰分是 4—16%；鸟类是 2—9%，而哺乳类则是 8—17%。第一性生产者的相应值：草原约 8%，浮游生物是 14%，而森林是 4%，这和陆地生态系统中植物有 30—35% 是结构性碳水化合物是悬殊的。无机组分作为结构的构造材料较结构的碳水化合物所消耗的能量为少。但是，从水生群落经草地群落而至森林以及从消费者到生产者，平衡却向碳水化合物转移。

表 14-4 在一个森林生态系统内几个营养级化学组成的比较<sup>a)</sup>

营养级	灰分	结构碳水化合物	非结构碳水化合物	蛋白质	乙醚提取物
第一性生产者	4	75	15—22	4—6	3—6
消费者	2—28	3—10	10—24	30—75	3—5(I) 25—35(V)
分解者	5—23	2—11	2—30—60	50—65(I) 10—40(F)	4—6(I) 2—23(F)

a) I. 无脊椎动物；V. 脊椎动物；F. 真菌 引自表 14-3 的平均值

表 14-3 的分解者在文献中甚至比消费者更少记载。因此，我们的对比仅限于一个生态系统，即阔叶林，如表 14-4。在该表中的数值是表明同一生态系统中第一性生产者和消费者在几个方面的对比趋势。动物如 (*Lumbricus* 和 *Eisenia*)，已经将其列于分解者，由于它们是属于食碎屑食物链 (detritus chain) 的一部分，所以其化学组成自然相似于消费者。而真菌还原者则不同，其蛋白质水平较动物要少一半，但较生产者为高，非结构性碳水化合物浓度似乎要分散在真菌体内，但真菌的某些种是相当高的。

## 结 论

本章是试图提出一些设想而不是对有关生产量研究作出结论。我们的资料以及由这些资料所抽引出的推论具有很大的局限性应该是明显的。但是生产力测定本身并不是唯一的目标;这种测定可以作为广泛范围内对群落及其与环境的关系作出特征描述和解释的手段。第一性生产力的测定不应比作街道地址,而应作地图上的坐标。测定首先确定群落在同其它群落在最重要特性的关系方面的位置,第二,它使研究者注意到,原来原观察到而地图上有记录的进一步细节有待我们的研究和解释。

### 感谢

本章报道的部分工作是由原子能委员会,橡树岭国立实验室(ORNL),东部阔叶林生物类型规划的协作计划 AG-199, 40-193-69, 由国家科学基金提供资金的。有关物种多样性部分稿件由 R. H. Whittaker 作了修改。

【祝 宁译】

## 第 15 章 生物圈与人类

Robert H. Whittaker 和 Gene E. Likens

本书前几章讨论了生产力研究历史,测定方法,在不同群落中生产力的模式和在研究中的某些应用。剩下两个课题:根据生产力及其有关性质说明生物圈这一总体的特征和人类对于生物圈关系的考虑。第一个课题是全书的焦点,在本章以及第 10 和第 13 章作了概括。第二个题目是一个不可回避的疑难问题,我们仅能提出关于它的观点。

生态学者主要关心的是生物圈的多样性——群落在对不同环境适应中的结构和功能的差异。单纯考虑生产量,从荒漠和热带海洋,到珊瑚礁和森林,生物圈是密度多变的一薄层。在描述这个复杂和多变的覆盖层时,最好要区分主要的生态系统类型或生物群落类型。这些生态系统类型的某些重要特征归纳于表 15-1 中。

### 生物圈的特征

#### 生产力

表 15-1 中 4 和 5 列给出了主要生态系统和全世界的净第一性生产量估算。对陆地生态系统,我们主要依据 Lieth 的表 10-1。由此所作的某些改变和我们 1969 年的估算 (Whittaker, 1970; Whittaker 和 Woodwell, 1971), 组成了 Murphy 对热带类型的平均值(第 11 章)和本卷的其他数据。海洋的估计值是以 Lieth 的数值和我们的数值密切一致为基础的 (Whittaker, 1970; Whittaker 和 Likens, 1973a, b), 而 Koblentz-Mishke 等的摘要在第 8 章中讨论。我们没有像 Bunt 所建议的那样提高这些估算, 除非海底生物和



浮游生物均估算在内。河口值\*取自 Woodwell 等(1973),而淡水值则取自 Likens (第9章)。

从第5列所列举数值的综合,我们估算全世界净第一性生产力约为  $170 \times 10^9$  吨/年。在这个总值中,陆地生产量占优势不久前才被承认。海洋的平均生产力约为陆地的五分之一;在稍小于海洋二分之一的面积上,陆地生产总量比海洋约大两倍。这一悬殊差距的主要原因是浮游生物和陆地群落营养功能的差异。浮游生物群落可利用的营养物在其短命的有机体中间循环较为迅速。然而,在离大陆一定距离的成层性的水体中,有机体和微粒的沉降把营养物质带到受光层之下,因此使浮游生物很少。与稳定陆地表面相联系而发生的陆地生态系统的特征,有助于在可以提供第一性生产力的地球受光表面的植物组织和土壤内持有大量的营养物。

对世界生产量和生物圈其他特征的估计还不能确定置信区间。表 15-1 中所列举的平均数是发表过的各数值的平均值,但是在许多情况下它们是对少数野外测定值所指出的范围主观选择为合理的中间值。总的来说,生产力比其他特征有较多可用的数据。大量最新的美国全球净第一性生产量的估算 (Whittaker, 1970; Olson, 1970; SCEP, 1970; Golley, 1972; Whittaker 和 Likens, 1973a; Ryther, 1969; 见第 10 章和第 13 章) 以及俄国 Koblenz-Mishke 等对海洋的估算 (1970) 都趋向于以下范围: 陆地是  $90-120 \times 10^9$  吨/年,海洋是  $50-60 \times 10^9$  吨/年。这些估算的一致性表明它们不需要大的修改,除非是人为干涉强烈地改变了净第一性生产力 (Lieth, 1975)。

然而,这种一致性并没有能包括最近俄国人 (Bazilevich 等 1971; Rodin 等 1975) 关于陆地总生产力为  $172 \times 10^9$  吨/年的估算。俄国的估算比我们的更为详尽,因为生产量值是对 100 个以上的按气候带、群落外形和土壤区分的陆地生态系统类型给出的。

---

\* 咸水值。——译者注

表 15-1 生物圈的净第一性生产量及有关特征

生态系 类型	面 积 ( $10^6$ 公里 $^2$ )	净第一性生产量(干物质)			生物量(干物质)			叶 绿 素		叶 表 面 积	
		正常范围 (克/米 $^2$ /年)	平均值 (克/米 $^2$ /年)	总计 ( $10^9$ 吨/年)	正常范围 (公斤/米 $^2$ )	平均值 (公斤/米 $^2$ )	总计 ( $10^9$ 吨)	平均值 (克/米 $^2$ )	总计 ( $10^6$ 吨)	平均值 (米 $^2$ /米 $^2$ )	总计 ( $10^6$ 公里 $^2$ )
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
热带雨林	17.0	1000—3500	2200	37.4	6—80	45	765	3.0	51.0	8	136
热带季雨林	7.5	1000—2500	1600	12.0	6—60	35	260	2.5	18.8	5	38
温带森林	5.0	600—2500	1300	6.5	6—200	35	175	3.5	17.5	12	60
常绿的 落叶的	7.0	600—2500	1200	8.4	6—60	30	210	2.0	14.0	5	35
北方森林	12.0	400—2000	800	9.6	6—40	20	240	3.0	36.0	12	144
林地和灌丛	8.5	250—1200	700	6.0	2—20	6	50	1.6	13.6	4	34
热带稀树 草原	15.0	200—2000	900	13.5	0.2—15	4	60	1.5	22.5	4	60
温带草原	9.0	200—1500	600	5.4	0.2—5	1.6	14	1.3	11.7	3.6	32
苔原和高山	8.0	10—400	140	1.1	0.1—3	0.6	5	0.5	4.0	2	16
荒漠与半荒 漠灌丛	18.0	10—250	90	1.6	0.1—4	0.7	13	0.5	9.0	1	18

极端荒漠— 裸岩、沙漠、冰层	24.0	0—10	3	0.07	0—0.2	0.02	0.5	0.02	0.5	0.05	1.2
耕地	14.0	100—4000	650	9.1	0.4—12	1	14	1.5	21.0	4	56
沼泽与湿地	2.0	800—6000	3000	6.0	3—50	15	30	3.0	6.0	7	14
湖泊与河流	2.0	100—1500	400	0.8	0—0.1	0.02	0.05	0.2	0.5	—	—
陆地总计	149		782	117.5		12.2	1837	1.5	226	4.3	644
公海	332.0	2—400	125	41.5	0—0.005	0.003	1.0	0.03	10.0		
上涌流带	0.4	400—1000	500	0.2	0.005—0.1	0.02	0.008	0.3	0.1		
大陆架	26.6	200—600	360	9.6	0.001—0.04	0.001	0.27	0.2	5.3		
藻层和珊瑚礁	0.6	500—4000	2500	1.6	0.04—4	2	1.2	2.0	1.2		
海湾(不包括沼泽)	1.4	200—4000	1500	2.1	0.01—4	1	1.4	1.0	1.4		
海洋总计	361	—	155	55.0	—	0.01	3.9	0.05	18.0		
总计	510	—	336	172.5	—	3.6	1841	0.48	243		



尚不清楚那些数值是平均数,或是个别测定值,还是些估算值。某些数值做为平均值显然是过高的。Rodin 等对极地荒原得出  $100 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ , 极地山地荒原得出  $150 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。具有  $100 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  以上生产力的群落,与其说是荒漠,不如说是半荒漠,这样的数值很难包括真极地和高山荒原的平均值。对亚北方沙荒漠,他们提出  $500 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ ,这种生产力足以称为是相当良好的草原。对灰壤上的干草原化荒漠,他们提出  $1000 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ ,这不是典型的荒漠数值,而是高产的草原数值,对亚热带和热带沼泽,他们提出了令人惊奇的数值,  $13,000—15,000 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ ,对冲积平原是  $4000—9000 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ ,如果经过证明,那将是极值而不是平均值。在总计中一个最大的数值是在肥沃红黄土壤上的热带湿润常绿林,  $3000 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。虽然某些热带次生林(和已经代替它们的草原)是很高产的,我们认为 Bazilevich 等的估算把这个值做为顶极森林的平均值是过高的(见本书第 11 章)。Bazilevich 等估算的其他值对于我们来说都偏高。

由于资料缺乏, Lieth 在第 2 章中和 Whittaker 与 Likens (1973)所总结的很多早期世界生产量估算都是低的。近期所用资料虽不完全但较合理,而估算之所以有差异,部分原因在选择和获得数据的方法上有所不同。在提出的数值范围中,经常是倾向于采用范围中较高的数值,可能这是更具有代表性和更完全的。当然举出的测定值是可以信赖的,它不是应观测到的高值,而是数值的范围。例如,温带草原生产力大多数的范围(沼泽地除外)是从  $200—300$  到  $1200—1500 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。  $1200—1500 \text{ 克/米}^2/\text{年}$  的高数值作为低值同大陆范围上草原的典型数值相距很远。并且,由于大陆内部干草原的面积大于较潮湿的草原和近森林气候的草甸面积,现实的平均值应该在低值一端加重,即  $500$  或  $600 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ ,而不是中间值  $800$  或  $900 \text{ 克/米}^2/\text{年}$ 。关于俄国学者对于生产力的贡献,我们认为他们的许多个数值是过高的,同时他们的全部估算没有反映出对于数值范围与最现实的方法的仔细考虑。我们也认为我们估算的现实性受到 Lieth 所应用的多种方法(第 12 章

和第 13 章)的支持——根据生态系统类型,根据对降水量和温度的相关以及根据对蒸散量的相关进行估计。作为平均和总结生产力的彼此独立的估算(虽然它们可以应用许多相同的测定)与西方作者的估算互相间趋向一致。

## 生物量

陆地和海洋群落在它们的生物量值上甚至更为悬殊(表 15-1 的第 7 和第 8 列)。在不是荒漠的陆地群落中生物量范围大部分在 1—60 公斤/米<sup>2</sup>之间;在不是由固定的植物占优势的水生群落的植物生物量,大部分在 0.1 公斤/米<sup>2</sup>以下。普通森林的生物量是公海植物平均生物量的一万倍以上。如果把固着的水生植物不计在内,陆地上的生物量将比海洋生物量大 1000 倍。地表的稳定性仍是关键性的。在稳定的地面上,陆生植物的进化使一些长寿植物成为优势种。这些植物所利用的生物量是它们为扩展的根系和地上结构积累的净生产力收益。这些结构通过它们对光合作用面的支持以及对营养物质利用与保存格局的贡献,又是高生产力基础的一部分。浮游生物的营养功能从某种意义上讲(我们不应从字面上要求)是“原始的”,基于有限资源的快速循环而极少基本积累;陆地群落的营养物功能是“高级的”,具有大量的基本积累和长期的实际物质的积累。

种间关系形成了表 15-1 所表明的生产量和生物量平均值相关性的基础。这种相关虽然显著,但是不密切的(见本书第 10 章和图 4-3),并且受群落优势年龄很大影响。这种关系可用生物量积累比来表现(现有生物量/净年第一性生产量);这些比率的典型情况是:荒漠为 2—10,多年生草原为 1.5—3,灌丛为 2—12,疏林地和幼林地 10—30,成熟林为 20—50 (Whittaker, 1966, 1970)。对水生群落来说,生物量的积累比为分数值;陆地和海洋群落的差异是用平均比表示之:如 15.7 和 0.07 (表 15-1)。陆地群落的某些其他特征与它们的生物量积累有关系——较长的时间使优势种群能达到稳定,结构和外形的多样性,据此主要群落类型可以如表

15-1所示加以辨认,以及群落内部为微生物和小形食草动物特别是昆虫提供的功能位(functional position)或生态位(niche)的多样性,这些成为这些类群的物种多样性的基础(Whittaker 和 Woodwell, 1972)。

Rodin 等(1975)的俄国生物量估算对陆地提出一个相当高的总数:  $2.4 \times 10^{12}$  吨。俄国的估算与我们不同之处是在于他们打算表现潜在的世界生物量,或者是在人类影响之前的顶极植被的生物量;我们的估算则是一个被人类所占据后的世界性估算(在1950年,在自然植被近期加速破坏之前)。即使作为世界潜在的生物量,俄国的估算也可能是相当高的。全部的资料大量地来自热带森林,包括红黄土壤上的潮湿常绿林(650吨/公顷)和肥沃红黄土壤上的潮湿山地热带林(700吨/公顷)。热带森林具有这样的数值是无可置疑的,但这些值较接近于最大值而不是平均值。世界的动物生物量初步估算是海洋和陆地概算各为  $1.0 \times 10^9$  吨(Whittaker 和 Likens, 1973a),不包括人类(约  $0.05 \times 10^9$  吨, 1970)和他们的家畜( $0.26 \times 10^9$  吨)。

### 叶面积、叶绿素、总生产量和效率

表 15-1 的第 9—12 列为群落光合器官的两个指标——叶绿素含量和陆地群落的叶表面积提出估计平均值和总计值(亦见 Lieth 的表 10-2)。仅包括陆生植物叶片叶绿素和叶面积的保守数值,在两种情况中都先予考虑。正如 Lieth 指出的那样:叶绿素在高产的陆生群落中是颇为均匀分布的,在陆生和水生群落之间分布是极不均匀的。对陆地群落的广阔范围来说(不包括最高产和最低产的群落),1—4 克/米<sup>2</sup>的叶绿素含量能维持 200—2000 克/米<sup>2</sup>/年的净生产力。陆地上的叶绿素平均生产效率是以每克叶绿素生产干物质(克)的年净生产率表示为 518;用能量表示为 2200 大卡/克。对森林来说,效率是较高的(大多数是在 300—700 克/克\*,温带常绿林较低),而荒漠、冻原、干草原(100—300 克/

\* 克/克是表示每克叶绿素生产干物质的克数。——译者注



克)则较低。对浮游植物群落的广阔范围来说,0.002 到 0.1 克/米<sup>3</sup>的叶绿素含量维持 50—1000 克/米<sup>2</sup>/年的净生产力;对于海洋浮游植物群落如表 15-1 所示,平均净生产效率为 3300 克/克和 16300 千卡/克。生物圈相应的数值为 705 克/克和 3100 千卡/克。

在适当的有利环境下,大多数陆地群落在 1 平方米的地表面积上有 3—8 米<sup>2</sup>的叶表面积截留日光,在某些群落中出现较高数值。陆地上每单位面积的干物质生产力和能量捕获平均效率为 180 克/米<sup>2</sup>/年和 7600 千卡/米<sup>2</sup>/年。对于有利环境下的陆地群落其效率一般为 150—300 克/米<sup>2</sup>/年,但常绿群落数值较低;而干燥和寒冷环境的各种群落,其值为 50—150 克/米<sup>2</sup>/年。

Lieth (1973, 参照第 10 章)已提出的净第一性生产量效率占地球年总太阳辐射量的 0.13%<sup>1)</sup>,其中海洋为 0.07%,陆地为 0.3%。Lieth 的 0.13% (指总辐射量)与早期计算的 (Whittaker, 1970) 净第一性生产量效率 0.25% (仅指可见光谱的能量)是一致的。植物群落呼吸的资料很有限(第 4 章)。林内植物的呼吸达总第一性生产力的 50—70%,热带雨林的数值较高;大多数其它陆地和水生群落的呼吸可能为总第一性生产力的 25—50%。对整个生物圈来说大于或小于 50% 则相互补偿使得世界总第一性生产量是世界净第一性生产量的二倍 (Golley, 1972)。利用表 15-1 的数据,我们已经重新计算了世界净第一性生产量的效率占可见光谱太阳能的 0.27%。利用对不同群落看来是合理的植物呼吸估算值(陆地群落根据图 4—6,而公海的呼吸则是从 30% 到藻层的 50%),我们取得了总第一性生产量与净第一性生产量的平均比:海洋为 1.5,陆地为 2.7。世界总第一性生产力的效率占可见光谱太阳能的 0.6%。

## 人 类 的 收 获

世界第一性生产量的能量,据 Lieth(1973,第 10 章)估算为

1) 修正后为 0.16% (Lieth, 1975)。其中陆地为 67%,海洋为 33%。

$6.9 \times 10^{17}$  千卡/年,大大超过人类的任何功的能量。1970 年人类利用化石燃料和其他工业总能量是  $4.7 \times 10^{16}$  千卡/年(Cook,1971),因此是约 7% 的维持世界生命的净第一性生产量和 3.5% 的总第一性生产量。工业能量的世界消耗量的加倍时间已接近 10 年,增长率正在加重对目前可用能量的压力(Hubbert, 1969, 1971; Cook, 1972),以及加快工业向环境排放热量和物质的可怕而不断加速的排放速度。

人类的粮食收获量和生物圈的生产量相比也是很少的。 $14 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>的可耕地在 1950 年生产了陆地表面净生产量的约 8.5% (表 15-1),约 9% 的陆地农作物总产量被人类利用为粮食。生产量和收获的部分在 1970 年是比较高的,约为  $11 \times 10^9$  吨/年,其中 12% 是  $12000 \times 10^6$  吨/年的谷物产量和  $570 \times 10^6$  吨/年的其他粮食收成的鲜重 (FAO, 1971a),接近 1000 和  $220 \times 10^6$  吨/年的干重。陆地表面的较大部分,约  $30 \times 10^6$  公里<sup>2</sup>用于牧场和草场。全世界动物的收获量由于它的蛋白质含量显得重要的,但与植物相比数量是小的 (Kovda, 1971),其中包括有肉类 80(20),蛋类 20(4.7),奶类 400(48),用百万吨鲜重表示(括号内为干重的近似值) (FAO, 1971a)。全世界作食用水产品在 1970 年为  $69(17) \times 10^6$  吨 (FAO, 1971b),其中 88% 以上取自海洋(FAO, 1970)。海洋向人类提供了  $15 \times 10^6$  吨/年的干物质收获量,仅为海洋总净第一性生产量的 0.027%,但代表着通过动物食物链集中的生产量的很大一部分。人类的总食物收获量植物约  $1.22 \times 10^9$  吨/年和动物约为  $80 \times 10^6$  吨干物质(后者的某些动物是由前者所饲养的),仅约占世界净第一性生产量中能量的约 0.72%。食草动物对于植物生产力所利用的一个极其近似的估算值大于陆地上人类及其饲养家畜所消耗的生产力,即  $7.2 \times 10^9$  吨/年,在海洋为  $20.2 \times 10^9$  吨/年,这些动物的第二性生产力则分别为 0.82 和  $3.0 \times 10^9$  吨/年(Whittaker 和 Likens, 1973)。

很容易认为人类的收获应当多得多,虽然数量是能增加的,可是由于某些原因不能按单纯的算术所计算的那样增加。这些原因

包括：首先是在可取的食谱和经济限度以内，生物圈的生产量仅有一部分作为人类的粮食；人类的粮食必须包括营养价值高的组织——动物肉类、奶类、种子和其他可食的贮存食物的植物器官；尚缺少由动物或工业能量转换为可利用食物的方法；生物圈中的大量木材和草类组织及浮游植物细胞还不能有效地被利用；粮食收获量的增加，必须通过常规的农业（FAO, 1970）。

适合农业的土地是有限的；虽然这些局限具有伸缩性，但是灌溉和其他改变不适于农耕土地的费用迅速提高限制了农田的扩展（FAO, 1970；Ehrlich 和 Holdren, 1969；SCEP, 1970）。农业技术的进步，标志着谷物新的“绿色革命”，最近每年可增加2—3%的收成，局部地区会更多，主要是已经用于农耕的田地的产量较高。在几年内世界的粮食生产量还可能增加，虽然现在的粮食供应和计划是不令人鼓舞的。我们不能预估要在多长的时间里粮食的增加能跟上人口增加的速度，或者是什么时候增加行将中止。这种增加应予结束，不仅因为农业用地有限，而且还因为包括人类对于生物圈影响在内的第二类的各种原因。

## 人 类 的 影 响

这种影响包括某些过度收获的结果。某些世界渔业资源已被过度捕捞而枯竭（Holt, 1969；TIE, 1972）。一定的鱼群是有限的，由于食鱼的要求不断增长，以及有竞争性的和大体上不受管制的国有渔业，过度捕捞是不可避免的。事实上，过度收获是人类对生物圈相关性的主要例证，Hardin（1968）称之为“平民的悲剧”的原理的一个例子。农业生产是较容易枯竭的，因为从土壤中取走的营养物质可能比施肥补偿的为多。在一个地区人口增加而且供应人口的收获量增加时，另一地区未来可用的潜在农田因侵蚀而减少，而第三个地区则因城市增长而使农田减少。在过去可资利用的土地并没有对世界粮食方面发挥严格的限制作用。然而，对有限的宜农地区需求的加速增长，由于土地移作他用以及对集



约农业增加了能量与其他资源的费用使这种地区减少，集中起来可能意味着对农场扩大生产的意外早的限制 (Meadows 等, 1972)——即使设想生产量不受污染或人类对大气影响造成的气候改变的影响。

木材的现行收获量是  $2.2 \times 10^9$  米<sup>3</sup>/年, 其中  $0.93 \times 10^9$  米<sup>3</sup>被用作燃料 (FAO, 1971c)。  $2.2 \times 10^9$  米<sup>3</sup> 换算为约  $2 \times 10^9$  吨/年的伐倒树的地上部分干物质。这个产量不是世界森林生产量的大部分 (表 15-1), 并未包括采伐后而木材未被利用的森林。表 15-1 的生物量估算是 1950 年的, 是最近加速皆伐亚马逊河和其他热带林, 并为了取得建筑材和纸浆而加速采伐温带林以前的估计。对于文明人类将农田分配作其他生物系统以前的条件和用广阔分布的未被破坏的森林来代替森林平均值时, 生物量估算可以加以改变。我们估算的最后世界生物量为  $2.1-2.2 \times 10^{12}$  吨, 而 Bazilevich 等 (1971) 估算为  $2.4 \times 10^{12}$  吨。由于占生物量 90% 的森林 (56% 在热带林中) 已受到加速采伐的影响, 很显然, 我们对 1950 年的生物量估算为  $1.83 \times 10^{12}$  吨是过时了。当老龄林被幼龄林所代替, 在未达成熟林前即遭到反复采伐, 以及林地作为其他土地利用, 森林生物量和世界生物量均将下降。我们尚难估计这种降低率。

生物圈还受广泛污染影响。过去, 工业污染物形成了对生态系统和人类环境的局部危害, 但它们消失于生物圈的扩散, 转化与沉积的广泛过程中。然而, 近几十年来, 污染物的排放已经开始微妙地影响到远离城市的地区, 而且事实上包括整个地球的环境化学。图 15-1 试图说明环境污染物增加的模式。某些实际污染数据和大量的假设曲线相叠加以表示各污染物量和污染物质数的双偶指数增加。某些增加着的物质数之间相互作用可能是有生物学意义。当某些污染物 (如美国的 DDT) 的增加减慢或在减少时, 其他则在继续增加, 并加入生态圈成为新的污染物。这个过程是由世界范围的工业增长和技术企业所推动的, 并且从总体来说, 并不能因某些特殊污染物在个别国家降低和置换而有很大的改变。

预期在适当时机将对生物圈生产力产生影响。来自现代化农

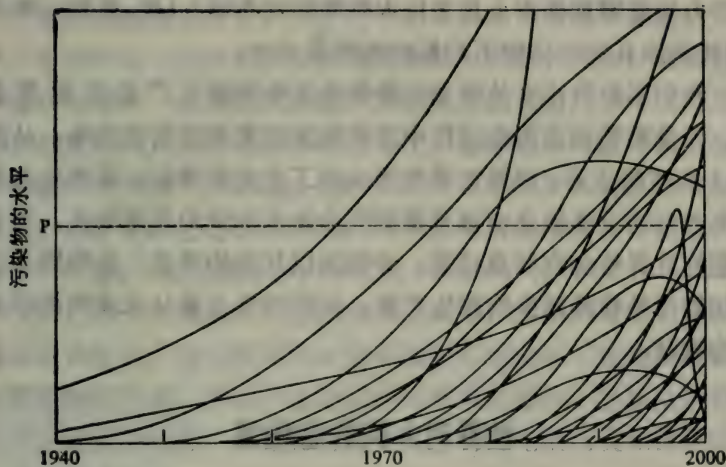


图 15-1 在一个具有发达工业的富有社会中的环境污染物水平的模式。某些曲线表示实际的数据，其他则是假设的数据。虚线 P 表示已知的污染物达到该水平则被定为在环境中增长（几年的增长之后）。虽然某些污染物已被控制或降低，而大量的还是呈指数增加，正在被引入潜在的新污染物数以及目前环境中被确定的污染数也呈指数增长

业和工业的长效农药和重金属倾注集聚在淡水和近海中。这些有毒物质预料将导致某些食用鱼群的减少，并使一些留下的鱼不适于作为人类的食物。在陆地，大气污染在很广阔的加利福尼亚州南部降低了森林、草原和农作物等植物的生长或毁灭其中的植物，影响的地理范围正在扩大 (Miller, 1969; Heggstad 和 Darley, 1969)。在马里兰州 Beltsville 的试验条件下，已经观察到在污染环境中和经过碳过滤的空气中植物生长是有差异的，这个差别不能直接引用到田间 (Howell 和 Kremer, 1970)，但对某些较敏感的本地种所受的影响是有启发意义的。由于大气中二氧化碳和一氧化氮污染物的增加，美国东部和西欧广大地区降水的酸度已有所增加 (Likens 等, 1972)。在瑞典 (Bolin, 1970) 和在新罕布什尔州，Hubbard Brook 的试验地已经观测到了 (Whittaker, 1974) 由于酸雨的影响使树木生长和森林生长量降低。虽然其影响尚未充分了解，但它现已在地理上广阔分布。这些观测表明，陆地植被

生产力适度增加基本上是来自大气圈的营养输入(碳、氮和二氧化碳)较消除其他污染物不利影响的效果为大。

我们不想争论有关增加污染物危及生物圈生产量的短期危机,而是要强调在污染过程中固有的加速度和控制的困难。从图 15-1 的逻辑上看,如果世界范围内的工业继续增长,某些生态系统生产力的下降就是应该预期到的会发生加快的早期征兆。对于长期的世界粮食收获量计划,必须加以其他的考虑:生物圈日益增加的污染将降低生物圈生产量,从而降低人类从农业和海洋方面的收获。

## 世界对人类的容纳量

生物圈生产量和人类对它的影响应成为占据和利用世界的人类政策的指导性纲领。 这个问题是世界对于人类的容纳量问题:在不损害生物圈或不耗尽可合理利用的不可更新资源的条件下,世界资源在长期稳定状态基础上能供养的人口大小(试比较 Ehrlich 和 Ehrlich, 1970; Cloud, 1973)。这个问题仅在政策上未予忽视;已经证明,由于技术的后果几乎成为无法回答的问题。工业化使欧洲的人口增长大大超过马尔萨斯预见的灾难水平,我们现在称为马尔萨斯人口论。美国的农场现在依赖大规模地利用技术和消耗化石燃料能,每英亩比一个世纪以前比现在人还多的农场生产的粮食还要多(Steinhar 和 Steihart, 1974)。某些人认为,美国根据现有的生活水平已是人口过剩,如资源的枯竭率、农地和自然地带的破坏、城市与污染问题以及对石油的过份依赖。然而,似乎只要北美大陆本身地尽其力,就是美国人达到十亿也能维持在至少与印度和中国相比拟的生活水平上。无论北美还是全世界的容纳量均无法确定,除非首先限定生活水平和技术的作用。如果技术力量是大的,资源枯竭的时间表将成为定义的一部分;但是时间表本身(代用品的不确定性和低级资源的合理利用)几乎是无法确定的。



在顺利的历史阶段，历史过程的某些幸福观念很普遍。其中之一是相信在一定时期内有利环境基本上不变。例如，在西方工业增长过程中一直辩论到近期，人类以其技术的巧妙将继续地找到资源来维持人口和工业不断的增长。这种增长可能导致出现单一的巨大世界城 (Doxiadis, 1970)。接下来的放心信念是逐渐工业化的和繁荣的社会(人口过渡)所引起的出生率降低会使他们摆脱人口问题。较近期以来，为了对 Forrester (1970) 和 Meadows 等(1972)的世界模型的干扰预测作出反应，曾争辩模型所警告的爆炸不会发生，因为费用的上涨和物资的短缺对工业增长将成为自我限制的机制，并将产生稳定作用而不是爆炸。以前从未有过这样工业化的世界，但是社会历史经验将对无限增长和自动稳定的思想作出评说。

图 15-2 说明了历史上三种文明社会的人口水平，这些社会有合理有效的长期记录和有用的估计。埃及长期以来靠着一条大河的年年洪水肥沃了该流域的土壤而维持下去。对这种相对稳定容纳量的反应是人口的显著波动，因瘟疫和被征服导致剧烈下降而中断上升。中国的文明，通过了图上表明的时期和以前的历史，经历了资源可用时的人口增长到人口过剩；饥荒、战争和动乱以及改朝换代带来的人口下降的锯齿状的变更。每次人口下降，因新的作物或新的土地而带来了农业生产量增长，可能使人口再一次地增长到下一人口繁荣过剩时期的较高水平。爱尔兰较短的历史记载表明，人口的增长是由牧业和有限地利用“爱尔兰”马铃薯所维持的一个人口饱和的时期，1720—1780 年，因灾荒和天花流行而中断。1780 年后集约农业经营对高产马铃薯高度依赖，使得人口到 1820 年左右增长到一个新的饱和状态。它的人口饱受周期性的灾荒和疾病，以及 1845 年的马铃薯枯萎病害的严重打击。随着人口的下降，爱尔兰人口在 1900—1970 年时期达到相对稳定状态。显然是举国一致认为人口必须通过晚婚、不婚、家庭小型化和迁移到能提供粮食的混合农业区去的节制。

我们不想去计算难以计算的世界对人类的容纳量，但我们提

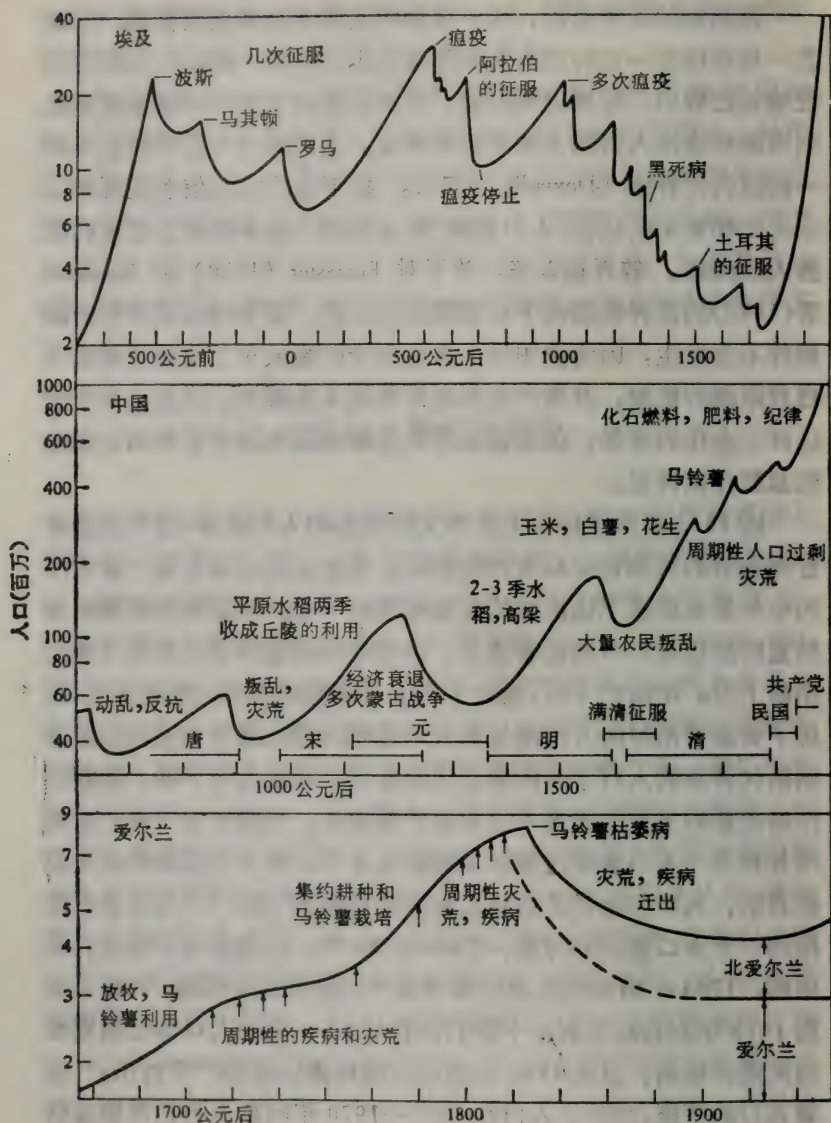


图 15-2 文明社会的历史性人口变迁。图示三个国家人口数的估算和影响人口数的某些事件：(上)埃及从公元前 800 年到现在通过不同历史记载和估算说明，人口数按对数取 (Hollingsworth, 1969)。(中)中国公元后 600 年到现在，根据某些时期的人口普查及其他历史记载的估算 (Cook, 1972; Dunard, 1960; Ho, 1959; Clark, 1967)。(下)爱尔兰，1650 年到现在的口普查和 1800 年以前不太可靠的家庭数 (Connell, 1941; Reinhard 等, 1968)

出这样一些建议。

1. 中国的历史有力地证明了这一点，容纳量不能不靠技术确定。再则至少应把这两个概念区分开：(a) 相当于 20 年前欧洲的，即西方近期工业过度增长以前的生活水平的工业化世界人口有利或最适宜；(b) 对于世界上占优势的非工业化国家的人口量最大。

2. 对第一种概念的合理估计，以美国的生活水平看，世界人口为 10 亿 (Hulett, 1970)，或者按较为节省的欧洲水平看，为 20—30 亿。如果已经建立了资源利用和循环的稳态系统，在相当长时期内，既无资源枯竭，又无生物圈破坏，人口还能够维持的。所提出的人口看来偏低，然而现实则应算上技术的抵销作用。工业发展可能使人口大量增加，但是在长时期内工业的指数增长，将导致资源的枯竭和生物圈的退化。一个巨大的工业化的富裕的世界人口，如允许本身以指数增长将是不稳定的。

3. 全世界的人口以整体提高到美国或西欧的生活水平似乎是希望很小的。创造一个以有利的或最适宜的人口为基础的世界的机会可能因第二次世界大战后人口和开发性工业的膨胀而无可挽回地消失了。维持人口稳定的困难，与人类必须开始合理利用世界资源一样，意味着要创造这样一个世界，如果不是不可能的话，也会是非常困难的。贫穷国家期望发展致富而期望又成为失望两方面相结合可能形成主要的国际紧张局势 (Heilbroner, 1974)。

4. 大多数人为农民的农业世界，应能养活几十亿人，可能是 50—70 亿，如果这个大的农业人口依靠工业促进农业生产能力则可能更多。如果世界工业主要是为农业服务而相当缓慢地利用不可更新资源，并且只允许有限的奢侈及普遍的低生活水平，在理论上一个十分庞大的人口就能维持一个相当长的时期。然而，考虑到饥荒的程度，明显接近饱和状态的世界粮食资源，以及现在 (1975 年) 技术农业费用日益高涨，在



设想增加数十亿人口容纳量的估计上不应当慷慨大方。如果有较多的通常被动物食用的农作物不被直接消耗,那么,超过现有 40 亿的世界人口稍有扩大尚能维持。另一方面现在世界上大约有四分之一人口是靠农作物生产力的提高而解决食物的,而农业技术和化石燃料的利用才能使生产力提高。未来技术的作用和农业消耗能量的费用的不确定,使世界容纳量估计过大是有问题的。未来的不确切性来自这种事实,即在稠密定居的世界上,战争和疾病周期性地使国家(如果不是世界)人口量低于潜在的最大值,这就象图 15-2 中埃及的模式。

5. 对于文明社会的长期人口变化,波动看来是正常的。显然是没有不经过艰难而自然走向稳定的趋势。

6. 爱尔兰的经验是一特例,由此可以得到某种鼓舞。然而也应该注意到,爱尔兰人口稳定的经验是痛苦的。包括显示了这种必要性的悲剧和限制人类的生活的手段。不过份限制个人生活的稳定手段是可行的,然而,如果没有有效的国家决策、舆论和道德力量或者法律执行和限制个人的生殖权利,稳定是不可想像的。

## 不稳定的系统

因此,我们判断,人类(特别是在工业社会)与生物圈的关系是不稳定的(见 Ehrlich 和 Holdren, 1969; Istock, 1969; Crowe, 1969; Forrester, 1970; Meadows 等, 1972; Goldsmith 等, 1972)。现在我们用其他形式来考虑,从某种程度上受数据不完备限制的对某些事件的直接评论转而解释人类社会的不稳定性,我们在社会中也因关系的复杂性而受到限制。

在生命系统中应将几种有关增长的情况予以区分。

1. 稳定状态: 系统的输入输出是平衡的,系统大致恒定,通过系统的能量与物质流接近恒定。

2. 有节制的增长: 复杂的生长过程是互相制约的。有节制的增长既可以是确定的, 在一种稳定状态或成熟条件下受到某种限制; 又可以是不确定的, 没有限制的。作用于个别增长过程的负反馈控制着这些过程, 维持着它们之间的平衡, 并决定着增长的极限。

3. 无节制的增长: 系统通常以指数形式扩大, 并伴随由正反馈加速的系统组成部分 (如果它是个复合的系统) 的生长, 而不受或很少受到相互制约。

对于有机体、种群和群落三个水平的生物学事件包括: (1) 具有确定生长量的成熟有机体的稳定状态, 具有出生率和死亡率相等的稳定种群以及自然的顶极群落; (2) 有机体个体有节制的生长, 既是确定的 (如大多数高等动物), 又是不确定的 (如大多数高等植物), 在其极限状态下, 种群呈 S 型稳定状态 (图 15-3a) 以及群落向顶极演替; (3) 当接近容纳量时, 不能通过负反馈未稳定的种群突然发生潜在的崩溃 (图 15-3c)。人类社会不能完全符合这些范畴, 但是: (1) 少数原始社会通过使出生与死亡平衡的手段维持了人口的稳定状态; (2) 作为正在扩大而未达到其资源极限的复杂系统的其他社会的较早较慢的增长, 可以认为主要是有节制但不确定的增长; (3) 发展中社会和工业社会近期的加速发展, 特别是在第二次世界大战以来, 具有某种突破性的或爆炸性的特性。

对处于竞争状态中的世界人类社会, 增长与不增长都可能是危险的。潜在敌人增长而本国不增长的危险对国家领导人是明显的; 但增长的危险则是较为复杂、间接、延期的和深远的。正如我们所观察到的那样, 社会的最适人口是非常难于确定的, 甚至到超过最适度尚不能确认。正如马尔萨斯 (1798; 图 2d; 见 Whittaker, 1970; Meadows 等, 1972) 和图 15-2 所建议一样, 人类社会具有超出其资源所设极限的固有趋势; 这种趋向出现在污染过程中和人口增长中。污染的后果, 由于大多数是积累的和间接的, 又是不可预见的, 又是受怀疑的, 直到作用确凿无疑之前都是不肯定的。这

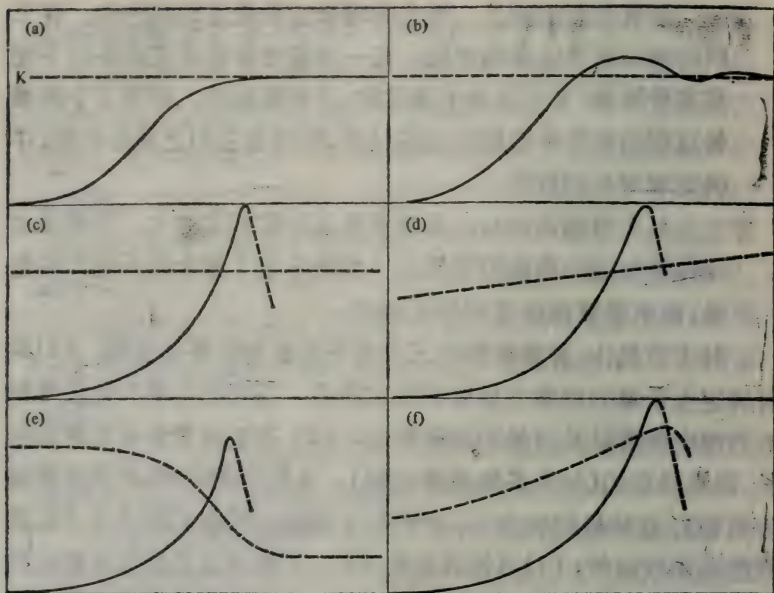


图 15-3 稳定与不稳定增长(——)与资源极限或容纳量  $K$ (·····) 关系的模式。(a) 有节制的增长到容纳量极限的稳定状态；(b) 具有有限超额继而又稳定的增长；(c) 超过恒定容纳量的突发增长和崩溃；(d) 超过容纳量线性增长的指数增长，马尔萨斯(1798)关于人口增加超过粮食供应的解释；(e) 指数增长伴随资源减少的指数增长“收敛”模式；(f) 指数增长超过了较慢的指数增长的修正的马尔萨斯模式

些作用的表现也是延期的；在问题被确认时已是若干年发展的结果，并且降低其工业污染源是困难的或是很费时间的。由于原因的复杂性，工业与公众的利益是不同的，能够解决问题的限制不受欢迎，持久控制污染的决定和协议都是很困难的，如果竞争性工业(或国家)对污染负责时，尤其是这样。由于问题难于解决，当解决问题的真实努力失败时，对问题易于解决的虚假希望往往认为是未来的前景。能减少污染的负反馈可能长久延期，如果负反馈扭转某些污染物的增加，这些逆转可能被工业继续增长的后果所抵消。所以这是因人口和工业增长在其严重性被确认之前达到高级阶段以及在其严重性被承认之后仍继续加剧人口增长和工业增长



产生的问题的总趋势。

这些趋势适用于富国和穷国，虽然适用的方式不同。对于穷国或“发展中”国家，增长最终将导致人口过剩和人民的生活处于饥饿的边缘。没有一种农业前景展望是如此有远见的，以至在现在 20—35 年的倍增时间里人口增长不会超过其生产量。大多数贫困国家至今已经按照防止大规模饥荒的速度增加粮食生产。人口增长的很多后果不是突然的和大规模的，而是慢性的和有限的饥荒。然而，认为贫穷国家的困境仅为营养问题是错误的。人口过剩在贫穷社会以多种形式对人类条件的改善起反作用——人口和工业以及农业与资源之间的不利平衡；集中全国力量生产粮食的必要性；使提供合理的教育、就业和社会服务等很困难的绝对数目；集合资源、资本、受过教育的专职人员的困难以及在工业之间组织起使发展与人口数量相适应的相互关系的困难；领导的丧失信心和把力量转向人口及其后果以外的其他问题。人口过剩因而自我加剧。不仅人口以指数增长；形成的人数使得有可能控制那些人数的组织和教育更加困难。所以人口增长对穷国的含义就是逐渐陷入相对贫困（相对是指人均收入可能暂时增加，但其增加率低，因而贫国和富国之间的差距将扩大，许多穷国将永远没有加入富国行列的实际希望）。

正是在这种前景中绿色革命的新农业技术的作用才应加以考虑。这种技术在增加粮食生产量方面的成功曾经被认为似乎它就能解决穷国的问题。对这些国家的人民，粮食是巨大的短期利益，但绿色革命则可能使这些问题长期激化。在环境的效应中(Brown, 1970)在陆上增产粮食的肥料和杀虫剂很可能减少，在沿岸和内陆水域的较小但有时是关键的粮食生产。陆地产的粮食使人口继续增长，同时在乡村应用技术和资本瓦解了传统的农村生活，并使农村人口迁移到已经是人口过剩的城市。农场和城市居民日益依赖于集约农业和粮食运输的技术和能量消费，从而更容易受能价上涨或社会动乱的左右。甚至在不久的将来(到 1985 年)，许多穷国面对失业与城市增加的问题较粮食增加更难于处理(FAO, 1970)。

如果不与人口控制相联系,绿色革命就不能解决面临的问题,而意味着未来大量的城市化和难于处理的人口改变了乡村生活的心理状态和传统文化传统 就意味着未来将出现急性的或慢性的灾荒。历史可不能再现人道主义成就和增加人类苦难加深的可能性的痛苦的结合。千万不能被绿色革命的成就的假象迷住眼睛,应该看到,如果绿色革命继续代替人口控制而不是伴随着实际的人口控制,那么,它的影响将导致某些穷国悲剧的扩大。

后果对富裕和过发达的国家以不同方式产生作用。(我们将“过发达”用于这些国家,即其人口和工业财富相结合而加速产生了环境与心理上的损害。1960—1975年的美国就是典型的标本。关于财富,与其他人类问题相同,危害真是比比皆是,其间只有不稳定的平衡。更具有讽刺意味的是,对许多国家的人民来说过发达带来的财富却不能解决穷困的难题。)随着污染的增加,工业上开发环境和城市的扩大,富国发现它们的环境质量正在降低,意识到环境质量的降低与正在增加的难题,如拥挤、耳闻目睹的丑恶现象、从属于技术力量、社会价值和自我意识的迅速变化所造成的腐蚀,对许多城市居民在思想意识上所产生的强烈影响重于对无把握的消费财富再保险。当国家经济不景气时,人口继续增长意味着将使社会更加困难。美国人口仍然在较慢地增长,如果现在的代偿水平的繁殖率能保持半个世纪或更长时间的平衡,则美国人口最后将稳定在2.7亿左右。低出生率的稳定之所以迟迟才出现,是第二次世界大战后婴儿大量出生的结果,是国家放任自流,给美国的未来投下一个长长的阴影。虽然,根据某些观察家的观点,美国现在对较多居民和较大城市的如何处理胸有成竹,但仍然处在两个问题的增加之中。

人口与财富的增长在各个方面都能产生环境与社会问题:不仅某些问题以指数率加剧,而且新问题的发现率也在增加(见图15-1)。结果是社会上难题成堆,在解决问题方面的重视、选择、决定和努力等方面的财力都负担过重。这种负担过重的状况可能是由于短期压力和征兆所造成又是忽视长期政策的混乱反应,热



心的态度和陈述则仅是解决问题的姿态。这也可能因解决钱的难题而产生,这个问题是不好解决的,成为富裕社会能够出现过度增长的一个模式(图 15-3f)——超出经济资源来扩大政府支出的负担。

我们(不想过多地讨论这些难题)提出过发达社会内各种不稳定的前景。这些前景的主要证据是财富的继续指数增加和萧条的可能性在历史上的不肯定性。社会经济崩溃的长期脆弱性因过度发展过程而加强。二次世界大战以后美国的发展已经改变了社会经济基础,对不可更新资源的适度利用并向绝大多数居民提供合理的生活水平,唯一依赖的是迅速增加资源开发而创造“财富”。不稳定性也可能是完全依赖技术解决问题而产生的。由于过去的技术使人类受益,技术似乎成为解决绝大部分问题的主要手段,在技术上的精益求精,其绝对效应必然将继续下去而且还有益于未来。技术也是能够突飞猛进的:历史上在较低人口水平而又合理利用的增长中,其绝对作用是明显有效的。过分地依赖于正在增加的和强有力的技术,其作用(由大量增加的人口所形成)将继续产生日益增多的弱点。这两方面是现实存在的,我们的社会依赖于技术,同时在未来年代里,技术进展而迅速产生的环境和社会问题将多于现实所解决的问题。因而,在稠密居住和问题互相纠缠的世界,很多肤浅的努力靠的是技术灵丹妙药,然而并不能解决问题,反而成为新问题的来源。这可以有两种含义。第一,过发达社会的问题现在不能依赖技术来解决,只有靠连贯的战略才能解决,其中包括人口的稳定、工业限制、控制污染和物质循环的先进技术以及我们所提出的在心理问题上的某种考虑(参阅 Platt, 1969; Goldsmith 等, 1972; Meadows 等, 1972)。第二,未来的远景不能仅以技术的可能性进行讨论。目前,这样的一种战略决策(即与心理因素有关的决策)是具有决定性的。

对过发达的心理效果进行分析,这已不在我们讨论范围之内。美国的犯罪率增加和毒品滥用,确需提出对其效果的评论。现有的某些心理特征的趋势也是极为有害的,如高度商业化和财富所



带来的过分奢侈、强调享受和消极的寻乐等。如果认为美国似乎有些像“大众贵族社会”，那么过去贵族的经验可以借鉴，即在过于舒适和放纵环境中成长方向的弱点。财富和消极的玩乐能将人类脱离各种问题和生活的挑战，然而面向生活是有利于他们成长过程的。财富能间接地降低儿童对于父母和其他成年人的依附。因而严重地削弱了家庭结构及其由童年向成年成长中的良好教育(Bronfen-brener, 1970)。在生活有保证的富裕社会中的一些品德，如训练有素的能力、自觉的约束、现实主义、热心工作、尊重为他人服务的准则等不再被人们认为是重要的。财富的效果及其互相影响能使个人行为的道德标准、接受工作和完成质量、认识方法和能力的提高以及为长期现实而牺牲的意愿等正常标准降低。降低接受现实的现象，不仅适用于个人而且也适用于有关经济约束的社会政策和有关危险世界的外交政策。然而，技术性的社会是一个复杂的错综行使功能和平衡敏感的系统，它完全依赖于人们的品质使其功能得以成功地发挥。对过发达社会影响的最终集合(图 15-3e)应引起社会领导人的注意。一方面社会复杂性和社会问题的增加，预示着对有效的领导层和有能力而又热心服务的迫切需要，而在另一方面，财富的间接心理效应是使领导层的这些品质付诸实施并为社会公民服务。

过度增长的绝对影响将出现于社会道德和领导品德中，对富国和贫国均能适用。这些影响不仅(以部分的、综合的、间接的方式)是人口过剩和工业财富过度增长的结果，而且预示着过度增长的时期愈长，则限制其增长就愈困难。时间能解决问题不再可能成为现实，因为问题的增加将迫使社会面对对待问题的现实。依照某些观点，时间也可导致失败，即问题的强化减少了社会与政治解决的可能性。这些社会权限和领导能力的因子，应成为解决世界问题时的有利原因(参阅 Platt, 1969; Meadows 等, 1972)。根据我们的观点，它们就是为什么一个技术性的社会，在本质上就是不稳定的原因，而且不能期待出现图 15-3a 的自身稳定，必须谋求领导阶层与自我约束借以达到自身的稳定。

## 结 论

一定程度的不稳定是人类社会固有的，它既与环境具有相关性又与其内部发展有关。人口过度增加是两种不稳定性的同一起来源，而人口控制的失败是历史悲剧的主要原因。人口问题不应看作是一个单纯的粮食问题，虽然对某些国家，粮食是关键；人口增长超过一定的水平，将产生一种互相纠缠而又加剧的经济、环境和社会危害的复合体。我们的题目可以简述之。生物圈的第一性生产量是巨大的，当人口稳定在一个相应的水平上，就能长期地提供丰富的粮食（没有因污染而造成的严重损失）。由于稳定人口的失败，人类必将在深渊中愈陷愈深：对穷国是贫困，对富国是环境恶化，对全世界则是二者兼有。

我们应把我们自己与经常用来反对人口问题的绰号——“危言耸听论者”——分开。恐慌的时代已经过去；恐慌的论调风行于第二次世界大战以后，因为当时人口增长的论点是众说纷云。我们现在正生活于这种后果中，已经不是惊慌失措，而是正常的现实。人口和环境间可能达到有利平衡的机会已经过去，领导者最大的努力就是需要接受现实前景和探索人类的持久未来。这种努力的某些设想由英国科学家归纳为“未来的蓝图”（Goldsmith 等，1972），但这个蓝图在今天仍是空中楼阁：问题的解决是可以想像的，而不是把解决问题做为政治手段。对美国来说，新的历程应该是探索到一个财富较少而又不是自我毁灭的未来。

无论是某些国家为自己解决这些问题而另一些国家在寻求最大的增长量，还是世界各国同意制定自我限制的共同政策，都是困难的。没有希望的前景不能为失败提供辩护。世界并不像 Meadows 等所拟模型（1972）那样的单一；其结果并非那样简单，或者是世界性的继续富有化，或者是世界性的共同毁灭。不是所有的国家均能幸免于人口增长的悲剧，也不是所有国家的遭遇均完全相同。无论如何，只要能挽救人类未来使其得到改善，都应该加

以探索。至少应该对某些国家的社会运动如对指数增长问题的警惕性和对未来制定前进政策给以鼓励。某些主要国家的领导层，应致力于世界长期的以人口适应和工业限制为基础的政策。如果这样的一些政策是不可能的，如果各国政府还强烈使他们国家的财富和实力达到最大值，人类的智慧和技术力量在人类的未来就没有什么希望了，而且将成为更典型的历史。

【唐鸿振译】



## 参 考 文 献

### 第 一 章

Cole, L. C. 1958. The ecosphere. *Sci. Amer.* 198(4):83-92.

Hutchinson, G. E. 1970. The biosphere. *Sci. Amer.* 223(3):45-53.

### 第 二 章

Bazilevich, N.I., A.V. Drozdov, and L. E. Rodin. 1968. Productivity of the plant cover of the earth, general regularities of its distribution and relation to climatic factors. [In Russian with Engl. summ.] *Zh. Obshch. Biol.* 29:267-271.

——, L. E. Rodin, and N. N. Rozov. 1970. Untersuchungen der biologischen Produktivität in geographischer Sicht. (In Russian.) *5th Tagung Geogr. Ges. USSR Leningrad.*

Boussingault, J. B. 1851. *Die Landwirtschaft in ihren Beziehungen zur Chemie, Physik und Meteorologie.* (German transl. by N. Graeger), Vol. 1, 399 pp. Halle: Graeger Verlag.

Cusanus, N. (Nicolai de Cusa). 1450. *De statics experimentatis.*

—— (Nicolaus von Cues). 1967. *Schriften des-Heft 5. Den Laie über Versuche mit der Waage* (Transl. by Hildegund Menzel-Rogner), Leipzig: Meiner Verlag, 85 pp.

Ebermayer, E. 1876. *Die gesamte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues*, 300+116 pp. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.

——. 1882. *Naturgesetzliche Grundlagen des Wald- und Ackerbaues*, Vol. 1: *Die Bestandteile der Pflanzen*, Part I *Physiologische Chemie der Pflanzen*. 861 pp. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.

Fleming, R. H. 1957. General features of the oceans. In *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*, J. W. Hedgepeth, ed. Vol. 2: *Ecology*, pp. 87-108. Geological Society of American Mem. 67(1), New York.

Fogg, G. E. 1958. Actual and potential yields in photosynthesis. *Advan. Sci.* 14:359-400.

Gessner, F. 1959. *Hydrobotanik* Vol. 2, 701 pp. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften.

Golley, F. B. 1972. Energy flux in ecosystems, In *Ecosystem Structure and Function*, J. A. Wiens, ed. Corvallis, Oregon: Oregon State Univ. Ann. Biol. Colloq. 31: 69-90.

Junge, C. E., and Czeplak, G. 1968. Some aspects of the seasonal variation of carbon dioxide and ozone. *Tellus* 20: 422-434.

Liebig, J. von. 1840. *Organic Chemistry and Its Applications to Agriculture and Physiology* (Engl. ed.: L. Playfair and W. Gregory.) 387 pp. London: Taylor and Walton.

——. 1862. *Die Naturgesetze des Feldbaues*, 467 pp. Braunschweig: Vieweg.

- Lieth, H. 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, 156 pp. Stuttgart: Fischer.
- . 1964. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geographisches Taschenbuch*, 1964/65, pp. 72–80. Wiesbaden: Max Steiner Verlag.
- . 1972. Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. *Z. Angew. Bot.* 46:1–37.
- Mitscherlich, E. A. 1954. *Bodenkunde für Landwirte, Forstwirte und Gärtner*, 7th ed., 168 pp. Berlin and Hamburg: Parey.
- Müller, D. 1960. Kreislauf des Kohlenstoffs. *Handbuch Pflanzenphysiol.* 12:934–948.
- Noddack, W. 1937. Der Kohlenstoff im Haushalt der Natur. *Angew. Chem.* 50:505–510.
- , and J. Komor. 1937. Über die Ausnutzung des Sonnenlichtes beim Wachstum der grünen Pflanzen unter natürlichen Bedingungen. *Angew. Chem.* 50:271–277.
- Rabinowitch, E. 1971. An unfolding discovery. *Proc. Natl. Acad. Sci. US* 68:2875–2876.
- Riley, G. A. 1944. The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the earth as a whole. *Amer. Sci.* 32:129–134.
- Rodin, L. E., and N. I. Bazilevich. 1966. *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*. 288 pp. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- , ———, and Rozov, N. N. 1975. Productivity of the world's main ecosystems. In *Proceedings of the Seattle Symposium*. Washington, D. C.: National Academy of Science. (In press.)
- Ryther, J. H. 1959. Potential productivity of the sea. *Science* 130:602–608.
- Schroeder, H. 1919. Die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke der Erde. *Naturwissenschaften* 7:8–12.
- Steemann Nielsen, E. 1954. On organic production in the oceans. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 19:309–328.
- , and E. Aabye Jensen. 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.* 1:49–136.
- Sverdrup, H. U. 1955. The place of physical oceanography in oceanographic research. *J. Marine Res.* 14:287–294.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and Ecosystems*, 162 pp. New York: Macmillan.

### 第 三 章

- Allen, H. L. 1971. Primary productivity, chemo organotrophy, and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria o<sub>2</sub>-macrophytes in the littoral of a lake. *Ecol. Monogr.* 41:97–127.
- American Public Health Association (APHA). 1971. Standard methods for the examination of water and waste water, 874 pp. Washington, D.C.
- Araga, Y. 1966. Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. III. Relationship between chlorophyll amount in water and primary productivity. *Bot. Mag. Tokyo* 79:20–27.
- , and M. Monsi. 1963. Chlorophyll amount as an indicator of matter productivity in bio-communities. *Plant Cell Physiol.* 4:29–39.
- Bannister, T. T. 1974. Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.* 19:1–12.

- Bender, M. E., and R. A. Jordan. 1970. Plastic enclosure versus open lake productivity measurements. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 99:607-610.
- Boyers, R. J., J. Larimer, H. T. Odum, R. B. Parker, and N. E. Armstrong. 1963. Instructions for the determination of changes in carbon dioxide concentrations from changes in pH. *Publ. Inst. Marine Sci. Univ. Tex.* 9:454-489.
- Bium, J. L. 1957. An ecological study of the algae of the Saline River, Michigan. *Hydrobiologia* 9:361-408.
- Brody, S. 1945. *Bioenergetics and Growth*. 1023 pp. New York: Reinhold.
- Brylinsky, M., and K. H. Mann. 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.* 18:1-14.
- Carpenter, J. H. 1965a. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. *Limnol. Oceanogr.* 10:135-140.
- . 1965b. The Chesapeake Bay Institute technique for the Winkler dissolved oxygen method. *Limnol. Oceanogr.* 10:141-143.
- . 1966. New measurements of oxygen solubility in pure and natural water. *Limnol. Oceanogr.* 11:264-277.
- Cassie, R. M. 1961. Statistical and sampling problems in primary production. In *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, Hawaii, 1961*, M. S. Doty, ed., pp. 163-171. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. Technical Information.
- Churchill, M. A., R. A. Buckingham, and H. L. Elmore. 1962. The prediction of stream reaeration rates, 98 pp. Chattanooga, Tennessee: Tennessee Valley Authority, Div. of Health and Safety, Environmental Hygiene Branch.
- Clymo, R. S. 1970. The growth of *Sphagnum*: Methods of measurement. *J. Ecol.* 58:13-49.
- Copeland, B. J., and W. R. Duffer. 1964. The use of a clear plastic dome to measure diffusion of natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 9:494-495.
- Cummins, K. W., and J. C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 18:1-158.
- Czaplewski, R. L., and M. Parker. 1973. Use of a BOD oxygen probe for estimating primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 18:152-154.
- Dally, R. J., C. B. J. Gray, and S. R. Brown. 1973. A quantitative, semiroutine method for determining algal and sedimentary chlorophyll derivatives. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:345-356.
- Day, J. W., W. G. Smith, P. R. Wagner, and W. C. Stowe. 1973. Community structure and carbon budget of a salt marsh and shallow bay estuarine system in Louisiana, 79 pp. Baton Rouge, Louisiana: Louisiana State Univ.
- Di Toro, D. M., D. J. O'Connor, and R. V. Thomann. 1971. A dynamic model of phytoplankton populations in the Sacramento-San Joaquin delta. *Advan. Chem. Ser.* 106:131-180.
- Doty, M. S. (ed.) *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, Hawaii, 1961*. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. Technical Information.
- Efford, I. E. 1968. Winkler titration for oxygen. (mimeogr.) Vancouver, British Columbia: Institute of Animal Ecology, Univ. of British Columbia.
- Emerson, S., W. S. Broecker, and D. W. Schindler. 1973. Gas-exchange rates in a small lake as determined by the radon method. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:1475-1484.
- Ertl, M. 1971. A quantitative method of sampling periphyton from rough substrates. *Limnol. Oceanogr.* 16:576-577.



- Fee, E. J. 1971. Digital computer programs for estimating primary production, integrated over depth and time, in water bodies. Special Rep. 14, Center for Great Lakes Studies, 43 pp. Milwaukee, Wisconsin: Univ. of Wisconsin.
- . 1973a. A numerical model for determining integral primary production and its application to Lake Michigan. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:1447-1468.
- . 1973b. Modelling primary production in water bodies: A numerical approach that allows vertical inhomogeneities. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:1469-1473.
- Gaarder, T., and H. Gran. 1927. Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. Cons. Explor. Mer* 42:1-48.
- Goldman, C. R. 1967. Integration of field and laboratory experiments in productivity studies. *Estuaries*, G. H. Lauff, ed., Special AAAS Publ., 83:346-352.
- . 1968. Aquatic primary production. *Am. Zool.* 8:31-42.
- . (ed.) 1969. *Primary Productivity in Aquatic Environments*, 464 pp. Berkeley, California: Univ. of California Press.
- Gorham, E., and W. H. Pearsall. 1956. Production ecology. III. Shoot production in *Phragmites* in relation to habitat. *Oikos* 7:206-214.
- Hall, C. A. S. 1972. Migration and metabolism in a temperate stream ecosystem. *Ecology* 53:585-604.
- Haney, J. F. 1971. An *in situ* method for the measurement of zooplankton grazing rates. *Limnol. Oceanogr.* 16:970-977.
- Hansmann, E. W., C. B. Lane and J. D. Hall. 1971. A direct method of measuring benthic primary production in streams. *Limnol. Oceanogr.* 16:822-826.
- Hobbie, J. E., O. Holm-Hansen, T. T. Packard, L. R. Pomeroy, R. W. Sheldon, J. P. Thomas, and W. J. Wiebe. 1972. A study of the distribution and activity of microorganisms in ocean water. *Limnol. Oceanogr.* 17:544-555.
- Jannasch, H. W., and P. H. Pritchard. 1972. The role of inert particulate matter in the activity of aquatic micro-organisms. *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.* 29 (Suppl.): 289-308.
- Jitts, H. R. 1961. The standardization and comparison of measurements of primary production by the carbon-14 technique. In *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, Hawaii, 1961*, M. S. Doty, ed. pp. 114-120, Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. of Technical Information.
- Juliano, D. W. 1969. Reaeration measurements in an estuary. *J. Sanit. Eng. Div., ASCE* 95 (SA6; Proc. Paper 6987): 1165-1178.
- Kaul, V., and K. K. Vass. 1972. Production studies of some macrophytes of Srinagar lakes. In *Productivity Problems of Freshwaters: Proc. IBP-UNESCO Symp.*, Z. Kajak and A. Hillbricht-Ilkowska, eds. pp. 725-731. Warsaw and Krakow: Polish Scientific Publ.
- Kelly, M. G., G. M. Hornberger, and B. J. Cosby. 1974. Continuous automated measurement of rates of photosynthesis and respiration in an undisturbed river community. *Limnol. Oceanogr.* 19:305-312.
- Kelly, R. S., and W. Spofford. 1975. Application of an ecosystem model to water quality management: The Delaware estuary. In *Models as Ecological Tools: Theory and Case History*, C. Hall and J. Day, eds. New York: Wiley (Interscience). (In press.)
- Lehman, J. T., D. B. Botkin, and G. E. Likens. 1975. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.* (In press.)

- Levins, R. 1966. Strategy of model building in population biology. *Am. Sci.* 54:420-431.
- Lorenzen, C. S. 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentrations. *Deep Sea Res.* 13:223-227.
- Mahler, H. R., and E. H. Cordes. 1966. *Biological Chemistry*. New York: Harper and Row.
- Mann, K. H. 1972. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic Coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Marine Biol.* 14: 199-209
- , R. H. Britton, A. Kowalczewski, T. J. Lack, C. P. Mathews, and I. McDonald. 1972. Productivity and energy flow at all trophic levels in the River Thames, England. In *Productivity Problems of Freshwaters: Proc. IBP-UNESCO Symp.*, Z. Kajak and A. Hillbricht-Ilkowska, eds., pp. 579-596. Warsaw-Krakow: Polish Scientific Publ.
- Manny, B. A., and C. A. S. Hall. 1969. Diurnal changes in stratification and dissolved oxygen in the surface waters of Lake Michigan. *Conf. Great Lakes Res. Proc. Int. Ass. Great Lakes Res.* 12:622-634.
- Margalef, D. R. 1949. A new limnological method for the investigation of thin-layered epilithic communities. *Hydrobiologia* 1:215-216.
- . 1968. *Perspectives in Ecological Theory*, 111 pp. Chicago, Illinois: Univ. of Chicago Press.
- Mathews, C. P., and D. F. Westlake. 1969. Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality. *Oikos* 20:156-160.
- McAlice, B. J. 1971. Phytoplankton sampling with the Sedgwick-Rafter cell. *Limnol. Oceanogr.* 16:19-28.
- McAllister, C. D., T. R. Parsons, K. Stephens, and J. D. H. Strickland. 1961. Measurements of primary production in coastal sea water using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.* 6:237-258.
- Morris, I., C. M. Yentsch, and C. S. Yentsch. 1971. Relationship between light carbon dioxide fixation and dark carbon dioxide fixation by marine algae. *Limnol. Oceanogr.* 16:854-858.
- Nalewajko, C., and D. R. S. Lean. 1972. Retention of dissolved compounds by membrane filters as an error in the  $^{14}\text{C}$  method of primary production measurement. *J. Phycol.* 8:37-43.
- Nelson, D. J., N. R. Kevern, J. L. Wilhm, and N. A. Griffith. 1969. Estimates of periphyton mass and stream bottom area using phosphorus-32. *Water Res.* 3:367-373.
- Nixon, S., and J. Kremer. 1975. Narragansett Bay—The development of a composite simulation model for a New England estuary. In *Models as Ecological Tools: Theory and Case Histories*, C. Hall and J. Day, eds. New York: Wiley (Interscience). (In press.)
- Nygaard, G. 1968. On the significance of the carrier carbon dioxide in determinations of the primary production in soft-water lakes by the radiocarbon technique. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 14:111-121.
- O'Connor, J. S., and B. C. Patten. 1968. Mathematical models of plankton productivity. *Proc. Reservoir Fishery Resources Symp.*, April 5-7, 1967, pp. 207-228. Athens, Georgia: Univ. Georgia.
- Odum, E. P. 1971. *Principles of Ecology*, 574 pp. Philadelphia, Pennsylvania: Saunders.

- Odum, H. T. 1956. Primary production of flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* 2:85-97.
- . 1967. The energetics of world food production. In *The World Food Problem*. Vol. 3:55-94. Report of the president's science advisory committee panel on world food supply. White House, Washington, D.C.
- , and C. M. Hoskin. 1958. Comparative studies on the metabolism of marine waters. *Publ. Inst. Marine Sci. Univ. Tex.* 5:159-170.
- , and F. R. Wilson. 1962. Further studies on reaeration and metabolism of Texas bays, 1958-1960. *Publ. Inst. Marine Sci. Univ. Tex.* 8:159-170.
- , W. McConnell, and W. Abbott. 1958. The chlorophyll "A" of communities. *Publ. Inst. Marine Sci. Univ. Tex.* 5:65-96.
- , S. Nixon, and L. Di Salvo. 1969. Adaptations for photoregenerative cycling. In *The Structure and Function of Fresh Water Microbial Systems*, J. Cairnes, ed., pp. 1-29. Blacksburg; Virginia: Virginia Polytechnic Institute.
- Olinger, L. W. 1968. *The Effect of Induced Turbulence on the Growth of Algae*, 58 pp. Atlanta, Georgia: Georgia Institute of Technology.
- Owens, M. 1969. Some factors involved in the use of dissolved-oxygen distributions in streams to determine productivity. In *Primary Productivity in Aquatic Environments*, C. R. Goldman, ed., pp. 209-224. Berkeley, California: Univ. of California Press.
- Patten, B. C. 1968. Mathematical models of plankton production. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 53:357-408.
- Patterson, M. S., and R. C. Greene. 1965. Measurement of low energy beta-emitters in aqueous solution by liquid scintillation counting of emulsions. *Anal. Chem.* 37:854-857.
- Pomeroy, L. R. 1961. Isotopic and other techniques for measuring benthic primary production. In *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, Hawaii, 1961*, M. S. Doty, ed., pp. 97-102. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. of Technical Information.
- Pugh, P. R. 1973. An evaluation of liquid scintillation counting techniques for use in aquatic primary production studies. *Limnol. Oceanogr.* 18:310-318.
- Rodhe, W., R. Vollenweider, and A. Nauwerck. 1958. The primary production and standing crop of phytoplankton. In *Perspectives in Marine Biology*, A. A. Buzzati-Traverso, ed., pp. 299-322. Berkeley, California: Univ. of California Press.
- Ruttner, F. 1960. *Fundamentals of Limnology*, 295 pp. Toronto: Univ. of Toronto Press.
- Ryther, J. H. 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.* 1:61-70.
- , and C. S. Yentsch. 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.* 2:281-286.
- Saunders, G. W., Jr. 1972. The kinetics of extracellular release of soluble organic matter by plankton. *Verhandl. Int. Ver. Limnol.* 18:140-146.
- , F. B. Trama, and R. W. Bachmann. 1962. Evaluation of a modified C-14 technique for shipboard estimates of photosynthesis in large lakes. *Univ. Michigan, Great Lakes Res. Div. Publ.* 8:1-61.
- Schindler, D. W., and E. J. Fee. 1973. Diurnal variation of dissolved inorganic carbon and its use in estimating primary production and CO<sub>2</sub> invasion in lake 227. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:1501-1510.



- , and S. K. Holmgren. 1971. Primary production and phytoplankton in the Fisheries Research Board Experimental Lakes Area, northwestern Ontario, and other low-carbonate waters, and a liquid scintillation method for determining  $^{14}\text{C}$  activity in photosynthesis. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28: 189–202.
- , R. V. Schmidt, and R. A. Reid. 1972. Acidification and bubbling as an alternative to filtration in determining phytoplankton production by the  $^{14}\text{C}$  method. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29:1627–1631.
- , V. E. Frost, and R. V. Schmidt. 1973a. Production of epilithiphyton in two lakes of the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:1511–1524.
- , H. Kling, R. V. Schmidt, J. Prokopowich, V. E. Frost, R. A. Reid, and M. Capel. 1973b. Eutrophication of lake 227 by addition of phosphate and nitrate: The second, third and fourth years of enrichment, 1970, 1971, and 1972. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:1415–1440.
- Sheldon, R. W., W. H. Sutcliffe, and A. Prakash. 1973. The production of particles in the surface waters of the ocean with particular reference to the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.* 18:719–733.
- Small, L. F. 1963. Effect of wind on the distribution of chlorophyll *a* in Clear Lake, Iowa. *Limnol. Oceanogr.* 8:426–432.
- Sollins, P. 1969. Measurements and simulation of oxygen flows and storage in a laboratory blue-green algal mat ecosystem. Masters thesis, Chapel Hill, North Carolina: Univ. of North Carolina.
- Stanton, M. P. 1973. A syringe gas-stripping procedure for gas-chromatographic determination of dissolved inorganic and organic carbon in fresh water and carbonates in sediments. *J. Fish Res. Bd. Can.* 30:1441–1445.
- Steemann Nielsen, E. 1952. The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 18:117–140.
- . 1963. Fertility of the oceans: Productivity, definition and measurement. In *The Sea*, Vol. 2, M. N. Hill, ed., pp. 129–164. New York: Wiley.
- , and E. Aabye Jensen. 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.* 1:49–136.
- Stephens, G. C., and B. B. North. 1971. Extrusion of carbon accompanying uptake of amino acids by marine phytoplankters. *Limnol. Oceanogr.* 16:752–757.
- Strickland, J. D. H., and T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 167: 311 pp.
- Stull, E. A., E. deAmezaga, and C. R. Goldman. 1972. The contribution of individual species of algae to primary productivity of Castle Lake, California. *Verhandl. Int. Ver. Limnol.* 18:1776–1783.
- Talling, J. F. 1957. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.* 56:1–132.
- , and D. Driver. 1961. Some problems in the estimation of chlorophyll-*A* in phytoplankton. In *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, Hawaii, 1961*, M. S. Doty, ed., pp. 142–146. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. Technical Information.
- Thomann, R. V. 1971. *Systems Analysis and Water Quality Management*, 286 pp. New York: Environmental Research and Applications.
- Thomas, W. H. 1961. Physiological factors affecting the interpretation of phytoplankton production measurements. In *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, Hawaii, 1961*, M. S. Doty, ed., pp. 147–162. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. of Technical Information.

- Vollenweider, R. A. 1969a. Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. In *Primary Production in Aquatic Environments*, C. Goldman, ed., pp. 428-457. Berkeley, California: Univ. of California Press.
- . 1969b. Methods for measuring production rates. In *A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments*, R. A. Vollenweider, ed. *International Biological Programme Handbook No. 12*, 41-127. Oxford and Edinburgh: Blackwell Scientific Publ.
- Wallen, D. G., and G. H. Green, 1971. The nature of the photosynthate in natural phytoplankton populations in relation to light quality. *J. Marine Biol.* 10:157-168.
- Ward, F. J., and M. Nakanishi. 1971. A comparison of Geiger-Mueller and liquid scintillation counting methods in estimating primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 16:560-563.
- Welch, H. C. 1968. Use of modified diurnal curves for the measurement of metabolism in standing water. *Limnol. Oceanogr.* 13:679-687.
- Westlake, D. F. 1967. Some effects of low-velocity currents on the metabolism of aquatic macrophytes. *J. Exp. Bot.* 18:187-205.
- Wetzel, R. G. 1964a. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 49:1-61.
- . 1964b. Primary productivity of aquatic macrophytes. *Verhandl. Int. Ver. Limnol.* 15:426-436.
- . 1973. Primary production. In *River Ecology*, M. Owens, and B. Whitten, eds. Oxford: Blackwell Scientific Publ.
- , and A. Otsuki. 1975. Allochthonous organic carbon of a Marl Lake. *Arch. Hydrobiol.* (In press.)
- Williams, R. B., and M. B. Murdock. 1966. Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel, North Carolina. *Limnol. Oceanogr.* 11: 73-82.
- Wright, J. C. 1959. Limnology of Canyon Ferry Reservoir. II. Phytoplankton standing crop and primary production. *Limnol. Oceanogr.* 4:235-245.
- Wrobel, S. 1972. Comparison of some methods of determining the primary production of phytoplankton in ponds. In *Productivity Problems of Freshwaters: Proc. IBP-UNESCO Symp.*, Z. Kajak, and A. Hillbricht-Ilkowska, eds., pp. 733-737. Warsaw and Krakow: Polish Scientific Publ.
- Yentsch, C. 1967. The relationship between chlorophyll and photosynthetic carbon production with reference to the measurement of decomposition products of chloroplastic pigments. In *Primary Production in Aquatic Environments*, C. R. Goldman, ed., pp. 323-346. Berkeley, California: Univ. of California Press.

#### 第 四 章

- Allen, L. H. Jr., E. Lemon, and L. Müller. 1972. Environment of a Costa Rican forest. *Ecology* 53:102-111.
- Andersson, F. 1970. Ecological studies in a Scanian woodland and meadow area, southern Sweden. II. Plant biomass, primary production and turnover of organic matter. *Bot. Notiser* 123:8-51.
- . 1971. Methods and preliminary results of estimation of biomass and primary production in a south Swedish mixed deciduous woodland. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems. Proc. Brussels Symp.*, 1969, P. Duvingneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 281-288. Paris: UNESCO.

- Art, H. W., and P. L. Marks. 1971. A summary table of biomass and net annual primary production in forest ecosystems of the world. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 3-32. Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agriculture Experiment Station.
- Arvisto, E. 1970. Content, supply, and net primary production of biochemical constituents in the phytomass of spruce stands on brown forest soils. *Estonian Contributions to the International Biological Programme*, T. Frey, L. Laasimer, and L. Reintam, eds., Vol. 1, 49-70. Tartu: Acad. Sci. Estonian SSR.
- Attiwill, P. M. 1966. A method for estimating crown weight in Eucalyptus and some implications of relationships between crown weight and stem diameter. *Ecology* 47: 795-804.
- , and J. D. Ovington. 1968. Determination of forest biomass. *Forest Sci.* 14: 13-15.
- Baskerville, G. L. 1965a. Dry matter production in immature balsam fir stands. (French summ.) *Forest Sci. Monogr.* 9:1-42.
- . 1965b. Estimation of dry weight of tree components and total standing crop in conifer stands. *Ecology* 46:867-869.
- . 1972. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. (French summ.) *Can. J. For. Res.* 2:49-53.
- Baumgartner, A. 1968. Ecological significance of the vertical energy distribution in plant stands. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp. 1965*, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 367-374. Paris: UNESCO.
- . 1969. Meteorological approach to the exchange of CO<sub>2</sub> between the atmosphere and vegetation, particularly forest stands. *Photosynthetica* 3:127-149.
- Bazilevich, N. I., A. V. Drozdov, and L. E. Rodin. 1971a. World forest productivity, its basic regularities and relationships with climatic factors. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvingneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 345-353. Paris: UNESCO.
- , L. Ye. Rodin, and N. N. Rozov. 1971b. Geographical aspects of biological productivity. *Sov. Geogr. Rev. Transl.* 12:293-317.
- Beauchamp, J. J., and J. S. Olson. 1973. Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation. *Ecology* 54:1403-1407.
- Becking, J. H. 1962. Ein Vergleich der Holzproduktion im gemässigten und in tropischen Klima. In *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, H. Lieth, ed., pp. 128-133. Stuttgart: Fischer.
- Black, C. C. 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. *Advan. Ecol. Res.* 7:87-114.
- Bliss, L. C. 1966. Plant productivity in alpine microenvironments on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol. Monogr.* 36:125-155.
- . 1970. Primary production within arctic tundra ecosystems. In *Proc. Conf. Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands; Edmonton, Alberta, 1969*, pp. 77-85. Morges, Switzerland: Int. Union Conserv. Natl. Res.
- Botkin, D. B., G. M. Woodwell, and N. Tempel. 1970. Forest productivity estimated from carbon dioxide uptake. *Ecology* 51:1057-1060.
- Boyd, C. E. 1970. Production, mineral accumulation and pigment concentrations in *Typha latifolia* and *Scirpus americanus*. *Ecology* 51:285-290.
- Boysen Jensen, P. 1932. *Die Stoffproduktion der Pflanzen*, 108 pp. Jena: Fischer.



- Bray, J. R. 1960. The chlorophyll content of some native and managed plant communities in central Minnesota: *Can. J. Bot.* 38:313-333.
- . 1961. Measurement of leaf utilization as an index of minimum level of primary consumption. *Oikos* 12:70-74.
- . 1962. The primary productivity of vegetation in central Minnesota, U.S.A. and its relationship to chlorophyll content and albedo. In *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, H. Lieth, ed., pp. 102-109. Stuttgart: Fischer.
- . 1963. Root production and the estimation of net productivity. *Can. J. Bot.* 41:65-72.
- . 1964. Primary consumption in three forest canopies. *Ecology* 45:165-167.
- , and L. A. Dudkiewicz. 1963. The composition, biomass and productivity of two *Populus* forests. *Bull. Torrey Bot. Club*, 90:298-308.
- , and F. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Advan. Ecol. Res.* 2:101-157.
- , D. B. Lawrence, and L. C. Pearson. 1959. Primary production in some Minnesota terrestrial communities for 1957. *Oikos* 10:38-49.
- Brüning, E. F. 1974. Ökosysteme in den Tropen. *Umschau* 74:405-410.
- Bunce, R. G. H. 1968. Biomass and production of trees in a mixed deciduous woodland. I. Girth and height as parameters for the estimation of tree dry weight. *J. Ecol.* 56:759-775.
- Burger, H. 1929. Holz, Blattmenge und Zuwachs. I. Die Weymouthsföhre. (French summ.) *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. Zürich* 15(2):243-292.
- . 1940. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IV. Ein 80-jähriger Buchenbestand. (French summ.) *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. Zürich* 21(2):307-348.
- . 1953. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XIII. Fichten im gleichalterigen Hochwald. (French summ.) *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. Zürich* 29(1):38-130.
- Chew, R. M., and A. E. Chew. 1965. The primary productivity of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community. *Ecol. Monogr.* 35:355-375.
- Clymo, R. S. 1970. The growth of *Sphagnum*: Methods of measurement. *J. Ecol.* 58:13-49.
- Crow, T. R. 1971. Estimation of biomass in an even-aged stand—regression and "mean tree" techniques. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 35-48. Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agriculture Experiment Station.
- Dahlman, R. C., and C. L. Kucera. 1965. Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology* 46:84-89.
- Drozдов, A. V. 1971. The productivity of zonal terrestrial plant communities and the moisture and heat parameters of an area. *Sov. Geogr.: Rev. Transl.* 12: 54-60.
- Duncan, W. G., R. S. Loomis, W. A. Williams, and R. Hanau. 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 38:181-205.
- Duvigneaud, P. 1971. Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers. (Engl. summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 111-140. Paris: UNESCO.
- , P. Kestemont, and P. Ambroes. 1971. Productivité primaire des forêts tem-

- pérées d'essences feuillues caducifoliées en Europe occidentale. (Engl. summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 259-270. Paris: UNESCO.
- Eckardt, F. E. 1968. Techniques de mesure de la photosynthèse sur le terrain basées sur l'emploi d'enceintes climatisées. (Engl. summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp., 1965*. F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 289-319. Paris: UNESCO.
- Filzer, P. 1951. *Die natürlichen Grundlagen des Pflanzenertrages in Mitteleuropa*, 198 pp. Stuttgart: Schweizerbart.
- Ford, E. D., and P. J. Newbould. 1970. Stand structure and dry weight production through the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) coppice cycle. *J. Ecol.* 58: 275-296.
- Forrest, G. I. 1971. Structure and production of North Pennine blanket bog vegetation. *J. Ecol.* 59:453-479.
- Ghilarov, M. S., V. A. Kovda, L. N. Novichkova-Ivanova, L. E. Rodin, and V. M. Sveshnikova. (eds.) 1968. *Methods of Productivity Studies in Root Systems and Rhizosphere Organisms*, 240 pp. Leningrad: U.S.S.R. Academy of Sciences.
- Golley, F. B. 1965. Structure and function of an old-field broomsedge community. *Ecol. Monogr.* 35:113-137.
- Gosz, J. R., G. E. Likens, and F. H. Bormann. 1972. Nutrient content of litter fall on the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Ecology* 53: 769-784.
- Greenland, D. J., and J. M. L. Kowal. 1960. Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Plant Soil* 12:154-174.
- Harris, W. F., R. A. Goldstein, and G. S. Henderson. 1973. Analysis of forest biomass pools, annual primary production and turnover of biomass for a mixed deciduous forest watershed. In *IUFRO Biomass Studies: International Union of Forest Research Organizations Papers*, H. E. Young, ed., pp. 41-64. Orono, Maine: Univ. of Maine, College of Life Sci. and Agr.
- Hozumi, K., K. Yoda, and T. Kira. 1969a. Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia. II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. *Nature Life SE Asia* 6:57-81.
- , K. Yoka, S. Kokawa, and T. Kira. 1969b. Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia. I. Plant biomass. *Nature Life SE Asia* 6:1-51.
- Huxley, J. S. 1931. Notes on differential growth. *Amer. Nat.* 65:289-315.
- . 1932. *Problems of Relative Growth*, 276 pp. New York: Dial.
- Hyttborn, H. 1975. Deciduous woodland at Andersby, Eastern Sweden. Above-ground tree and shrub production. *Acta Phytogeogr. Suecica* 61:1-96.
- Inoue, E. 1968. The  $\text{CO}_2$ -concentration profile within crop canopies and its significance for the productivity of plant communities. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp. 1965*, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 359-366. Paris: UNESCO.
- Jeník, J. 1971. Root structure and underground biomass in equatorial forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp., 1969*. P. DuVigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 323-331. Paris: UNESCO.
- Johnson, P. L., and J. J. Kelley. 1970. Dynamics of carbon dioxide and productivity in an arctic biosphere. *Ecology* 51:73-80.

- Jordan, C. F. 1971. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.* 59:127-142.
- Kestemont, P. 1971. Productivité primaire des taillis simples et concept de nécro-masse. (Engl. summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 271-279. Paris: UNESCO.
- Kimura, M. 1963. Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatsugatake Mountains. *Jap. J. Bot.* 18:255-287.
- . 1969. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VII. Analysis of production processes of young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag. Tokyo* 82:6-19.
- , I. Mototani, and K. Hogetsu. 1968. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VI. Growth and dry matter production of young *Abies* stand. (Jap. summ.) *Bot. Mag. Tokyo*, 81:287-296.
- Kira, T. 1968. A rational method for estimating total respiration of trees and forest stands. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp. 1965*, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 399-409. Paris: UNESCO.
- , and H. Ogawa. 1968. Indirect estimation of root biomass increment in trees. In *Methods of Productivity Studies in Root Systems and Rhizosphere Organisms*, M. S. Ghilarov, V. A. Kovda, L. N. Novichkova-Ivanova, L. E. Rodin, and V. M. Sveshnikova, eds., pp. 96-101. Leningrad: U.S.S.R. Academy of Sciences.
- , and H. Ogawa. 1971. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 309-321. Paris: UNESCO.
- , H. Ogawa, K. Yoda, and K. Ogino. 1964. Primary production by a tropical rain forest of southern Thailand. *Bot. Mag. Tokyo* 77:428-429.
- , H. Ogawa, K. Yoda, and K. Ogino. 1967. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. *Nature Life SE Asia* 5:149-174.
- , and T. Shidei. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.* 17:70-87.
- Kucera, C. L., and D. R. Kirkham. 1971. Soil respiration studies in tall grass prairie in Missouri. *Ecology* 52:912-915.
- Kuroiwa, S. 1960a. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. IV. Some physiological functions concerning matter production in young *Abies* trees. (Jap. summ.) *Bot. Mag. Tokyo* 73:133-141.
- . 1960b. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. V. Intraspecific competition and productivity difference among tree classes in the *Abies* stand. (Jap. summ.) *Bot. Mag. Tokyo* 73:165-174.
- . 1968. A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp., 1965*, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 391-398. Paris: UNESCO.
- Lange, O. L., and E. D. Schulze. 1971. Measurement of CO<sub>2</sub> gas-exchange and transpiration in the beech (*Fagus sylvatica* L.). In *Integrated Experimental*



- Ecology, H. Ellenberg, ed., *Ecological Studies* 2:16-28. New York: Springer-Verlag.
- Larcher, W. 1969. Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees. *Photosynthetica* 3:150-166.
- Lemon, E. R. 1967. Aerodynamic studies of CO<sub>2</sub> exchange between the atmosphere and the plant. In *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*, A. San Pietro, F. A. Greer, and T. J. Army, eds., pp. 263-290. New York: Academic Press.
- . 1968. The measurement of height distribution of plant community activity using the energy and momentum balance approaches. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp.*, 1965, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 381-389. Paris: UNESCO.
- . 1969. Gaseous exchange in crop stands. In *Physiological Aspects of Crop Yield: Proc. Symp. Univ. Nebraska, Lincoln*, J. D. Eastin, ed., pp. 117-137. Madison: Amer. Soc. Agron.
- , L. H. Allen, Jr., and L. Müller. 1970. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. II. *BioScience* 20:1054-1059.
- Lieth, H., ed. 1962. Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. *Vorträge und Diskussionen des Symposiums in Hohenheim im Mai 1960*, 156 pp. Stuttgart: Fischer.
- . 1962. Stoffproduktionsdaten. In *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, H. Lieth, ed., pp. 117-127. Stuttgart: Fischer.
- . 1965. Indirect methods of measurement of dry matter production. In *Methodology of Plant Eco-physiology: Proc. Montpellier Symp.*, 1962, F. E. Eckardt, ed., pp. 513-518. Paris: UNESCO.
- . 1968. The determination of plant dry-matter production with special emphasis on the underground parts. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp.*, 1965, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 179-186. Paris: UNESCO.
- . 1972. Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. *Zeit. Angew. Bot.* 46:1-27.
- , and R. Ouellette. 1962. Studies on the vegetation of the Gaspé peninsula. II. The soil respiration of some plant communities. *Can. J. Bot.* 40:127-140.
- , D. Osswald, and H. Martens. 1965. Stoffproduktion, Spross-Wurzel-Verhältnis, Chlorophyllgehalt und Blattfläche von Jungpappeln. *Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. Forstpflanz.*, Vol. 15, pp. 70-74. Stuttgart: Fischer.
- , and E. Box. 1972. Evapotranspiration and primary productivity; C. W. Thornthwaite Memorial Model. *Publications in Climatology*, Vol. 25(2), pp. 37-46. Centerton/Elmer, New Jersey: C. W. Thornthwaite Assoc.
- Lomnicki, A., E. Bandola, and K. Jankowska. 1968. Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production. *Ecology* 49:147-149.
- McNaughton, S. J. 1966. Ecotype function in the *Typha* community-type. *Ecol. Monogr.* 36:297-325.
- Madgwick, H. A. I. 1970. Biomass and productivity models of forest canopies. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle, ed., *Ecological Studies* 1:47-54. New York: Springer-Verlag.
- . 1971. The accuracy and precision of estimates of the dry matter in stems, branches and foliage in an old-field *Pinus virginiana* stand. In *Forest Biomass*

- Studies*, H. E. Young, ed., pp. 105–112. Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agriculture Experiment Station.
- Marks, P. L. 1971. The role of *Prunus pensylvanica* L. in the rapid revegetation of disturbed sites. Ph.D. thesis, 119 pp. New Haven: Yale Univ.
- . 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.* 44:73–88.
- , and F. H. Bormann. 1972. Revegetation following forest cutting: Mechanisms for return to steady-state nutrient cycling. *Science* 176:914–915.
- Maruyama, K. 1971. Effect of altitude on dry matter production of primeval Japanese beech forest communities in Naeba Mountains. *Mem. Fac. Agr. Niigata Univ.* 9:85–171.
- Medina, E., and H. Lieth. 1963. Contenido de clorofila de algunas asociaciones vegetales de Europa Central y su relación con la productividad. *Qual. Plant. Mat. Veg.* IX:217–229.
- , and ———. 1964. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. *Beitr. Biol. Pflanzen* 40:451–494.
- Milner, C., and R. E. Hughes. 1968. Methods for the Measurement of the Primary Production of Grassland. In *International Biological Program Handbook*, Vol. 6, pp. 1–82. Philadelphia, Pennsylvania: Davis.
- Möller, C. Mar.: 1945. Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. (Engl. and Danish summs.) *Forstl. Forsøgsv. Danm.* 17: 1–287.
- . 1947. The effect of thinning, age, and site on foliage, increment, and loss of dry matter. *J. Forestry* 45:393–404.
- , D. Müller, and J. Nielsen. 1954a. Loss of branches in European beech. *Forstl. Forsøgsv. Danm.* 21:253–271.
- , D. Müller, and J. Nielsen. 1954b. Graphic presentation of dry matter production of European beech. *Forstl. Forsøgsv. Danm.* 21:327–335.
- Monk, C. 1966. Ecological importance of root/shoot ratios. *Bull. Torrey Bot. Club* 93:402–406.
- Monsi, M. 1968. Mathematical models of plant communities. In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp., 1965*, F. E. Eckardt, ed., *Natural Resources Research*, Vol. 5, 131–149. Paris: UNESCO.
- , and T. Saeki. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14:22–52.
- Monteith, J. L. 1968. Analysis of the photosynthesis and respiration of field crops from vertical fluxes of carbon dioxide. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp., 1965*, F. E. Eckardt, ed., *Natural Resources Research*, Vol. 5, 349–358. Paris: UNESCO.
- Mooney, H. A. 1972. Carbon dioxide exchange of plants in natural environments. *Bot. Rev.* 38:455–469.
- Müller, D. 1962. Wie gross ist der prozentuale Anteil der Nettoproduktion von der Bruttoproduktion? In *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, H. Lieth, ed., pp. 26–28. Stuttgart Fischer.
- , and J. Nielsen. 1965. Production brute, pertes par respiration et production

- nette dans la forêt ombrophile tropicale. (Danish summ.) *Forsl. Forsøgsv. Danm.* 29:69-160.
- Nemeth, J. C. 1973. Dry matter production in young loblolly (*Pinus taeda* L.) and slash pine (*Pinus elliottii* Engelm.) plantations. *Ecol. Monogr.* 43:21-41.
- Newbould, P. J. 1967. Methods for estimating the primary production of forests. *International Biological Programme, Handbook 2*, 62 pp. Oxford and Edinburgh: Blackwell.
- . 1968. Methods of estimating root production. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp., 1965*, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Research*, Vol. 5, 187-190. Paris: UNESCO.
- Nihlgård, B. 1972. Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted spruce forest in South Sweden (Russ. summ.) *Oikos* 23:69-81.
- Numata, M. 1965. Ecology of bamboo forests in Japan. *Advan. Frontiers Plant Sci.* 10:89-120.
- Odum, E. P. 1960. Organic production and turnover in old field succession. *Ecology* 41:34-49.
- Odum, H. T., and C. F. Jordan. 1970. Metabolism and evapotranspiration of the lower forest in a giant plastic cylinder. In *A Tropical Rain Forest: A Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico*, H. T. Odum, ed., Part I, pp. 165-189. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission.
- , A. Lugo, G. Cintron, and C. F. Jordan. 1970. Metabolism and evapotranspiration of some rain forest plants and soil. In *A Tropical Rain Forest: A Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico*, H. T. Odum, ed., Part I, pp. 103-164. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission.
- Ogawa, H., K. Yoda, and T. Kira. 1961. A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature Life SE Asia* 1:21-157.
- , K. Yoda, K. Ogino, and T. Kira. 1965. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. *Nature Life SE Asia* 4:49-80.
- Olson, J. S. 1971. Primary productivity: temperate forests, especially American deciduous types. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 235-258. Paris: UNESCO.
- Ordway, D. E. 1969. An aerodynamicist's analysis of the Odum cylinder approach to net CO<sub>2</sub> exchange. *Photosynthetica* 3:199-209.
- Ovington, J. D. 1956. The form, weights and productivity of tree species grown in close stands. *New Phytol.* 55:289-304.
- . 1957. Dry-matter production by *Pinus silvestris* L. *Ann. Bot. N.S.* 21:287-314.
- . 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Advan. Ecol. Res.* 1:103-192.
- . 1963. Flower and seed production. A source of error in estimating woodland production, energy flow and mineral cycling. *Oikos* 14:148-153.
- . 1965. Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands. *Biol. Rev.* 40: 295-336.
- , and H. A. I. Madgwick. 1959a. Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots pine. *Forest Sci.* 5:344-355.



- , and H. A. I. Madgwick. 1959b. The growth and composition of natural stands of birch. I. Dry-matter production. *Plant Soil* 10:271-283.
- , and W. H. Pearsall. 1956. Production ecology. II. Estimates of average production by trees. *Oikos* 7:202-205.
- , W. G. Forrest, and J. S. Armstrong. 1968. Tree biomass estimation. In *Symp. Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, H. E. Young, ed., pp. 4-31. Orono, Maine: Univ. of Maine.
- , D. Heitkamp, and D. Lawrence. 1963. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood, and maize field ecosystems in central Minnesota. *Ecology* 44:52-63.
- Paterson, S. S. 1961. Introduction to phytocorology of Norden. (Swedish summ.) *Medd. Stat. Skogsforsk. Inst.* 50(5):1-145.
- Pearson, L. C., and D. B. Lawrence. 1958. Photosynthesis in aspen bark. *Amer. J. Bot.* 45:383-387.
- Perry, T. O. 1971. Winter-season photosynthesis and respiration by twigs and seedlings of deciduous and evergreen trees. *Forest Sci.* 17:41-43.
- Peterken, G. F., and P. J. Newbould. 1966. Dry-matter production by *Ilex aquifolium* L. in the New Forest. *J. Ecol.* 54:143-150.
- Reader, R. J., and J. M. Stewart. 1972. The relationship between net primary production and accumulation for a peatland in southeastern Manitoba. *Ecology* 53:1024-1037.
- Reichle, D. E., R. A. Goldstein, R. I. Van Hook, Jr., and G. J. Dodson. 1973a. Analysis of insect consumption in a forest canopy. *Ecology* 54:1076-1084.
- , B. E. Dinger, N. T. Edwards, W. F. Harris, and P. Sollins. 1973b. Carbon flow and storage in a forest ecosystem. In *Carbon and the biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Brookhaven Symp. Biol.* 25:345-365. Springfield, Virginia: Natl. Tech. Inform. Serv. (CONF-720510).
- Reiners, W. A. 1968. Carbon dioxide evolution from the floor of three Minnesota forests. *Ecology* 49:471-483.
- . 1972. Structure and energetics of three Minnesota forests. *Ecol. Monogr.* 42:71-94.
- Ribe, J. H. 1973. A study of multi-stage and dimensional analysis sampling of puckerbrush stands. *IUFRO Biomass Studies: International Union of Forest Research Organizations Papers*, H. E. Young, ed., pp. 119-130. Orono, Maine: Univ. of Maine, College of Life Sci. and Agr.
- Rochow, J. J. 1974. Estimates of above-ground biomass and primary productivity in a Missouri forest. *J. Ecol.* 62:567-577.
- Rodin, L. E., and N. I. Bazilevich. 1966. The biological productivity of the main vegetation types in the northern hemisphere of the Old World. *Forestry Abstr.* 27:369-372. [*Dokl. Akad. Nauk SSSR* 157:215-218 (1964).]
- , and N. I. Bazilevich. 1967. *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*, 288 pp. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- , and N. I. Bazilevich. 1968. World distribution of plant biomass. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp., 1965*, F. E. Eckardt, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:45-52. Paris: UNESCO.
- Rosenzweig, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *Amer. Nat.* 102:67-74.

- Rothacher, J. S., F. W. Blow, and S. M. Potts. 1954. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley. *J. Forestry*, 52:169-173.
- Sacki, T. 1963. Light relations in communities. In *Environmental Control of Plant Growth*, L. T. Evans, ed., pp. 79-92. New York and London: Academic Press.
- Satoo, T. 1962. Notes on Kittredge's method of estimation of amount of leaves of forest stand. (Jap. summ.) *J. Jap. Forestry Soc.* 44:267-272.
- . 1966. Production and distribution of dry matter in forest ecosystems. *Misc. Inform. Tokyo Univ. Forests* 16:1-15.
- . 1968a. Materials for the study of growth in stands. 7: Primary production and distribution of produced dry matter in a plantation of *Cinnamomum camphora*. (Jap. summ.) *Bull. Tokyo Univ. Forests* 64:241-275.
- . 1968b. Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*. In *Symp. Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, H. E. Young, ed., pp. 52-80. Orono, Maine: Univ. of Maine.
- . 1970. A synthesis of studies by the harvest method: Primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle, ed. *Ecological Studies* 1:55-72. New York: Springer-Verlag.
- . 1971. Primary production relations of coniferous forests in Japan. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:191-205. Paris: UNESCO.
- , and M. Senda. 1966. Materials for the studies of growth in stands. VI. Biomass, dry-matter production, and efficiency of leaves in a young *Cryptomeria* plantation. (In Jap. with Engl. summ.) *Bull. Tokyo Univ. Forests* 62:117-146.
- , K. Nakamura, and M. Senda. 1955. Materials for the studies of growth in stands. I. Young stands of Japanese red pine of various density. *Bull. Tokyo Univ. Forests* 48:65-90.
- Schultz, G. 1962. Blattfläche und Assimilationsleistung in Beziehung zur Stoffproduktion. Untersuchungen an Zuckerrüben. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 75:261-267.
- Schulze, E. D., and W. Koch. 1971. Measurement of primary production with cuvettes. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed., pp. 141-157. Paris: UNESCO.
- Schuster, J. L. 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology* 45:63-70.
- Scott, D., and W. D. Billings. 1964. Effects of environmental factors on standing crop and productivity of an alpine tundra. *Ecol. Monogr.* 34:243-270.
- Shanks, R. E. 1954. Climates of the Great Smoky Mountains. *Ecology* 35:345-361.
- Singh, J. S., and P. S. Yadava. 1974. Seasonal variation in composition, plant biomass, and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. *Ecol. Monogr.* 44:351-376.
- Stephens, G. R., and P. E. Waggoner. 1970. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. I. *BioScience* 20:1050-1053.
- Strain, B. R., and P. L. Johnson. 1963. Corticular photosynthesis and growth in *Populus tremuloides*. *Ecology* 44:581-584.
- Struik, G. J. 1965. Growth patterns of some native annual and perennial herbs in southern Wisconsin. *Ecology* 46:401-420.
- Tadaki, Y. 1965a. Studies on production structure of forests (VII). The primary

- production of a young stand of *Castanopsis cuspidata*. (Jap. summ.) *Jap. J. Ecol.* 15:142-147.
- . 1965b. Studies on production structure of forest (VIII). Productivity of an *Acacia mollissima* stand in higher stand density. (In Jap. with English summ.) *J. Jap. Forest Soc.* 47:384-391.
- Totsuka, T., N. Nomoto, T. Oikawa, T. Sacki, Y. Ino, and M. Monsi. 1968. The energy balance method and the half-leaf method as applied to the photosynthetic production of a *Miscanthus sacchariflorus* community. In *Photosynthesis and Utilization of Solar Energy, Level III Experiments*, pp. 17-19. Tokyo: JIBP/PP —Photosynthesis Level III Group, Japanese National Subcommittee for PP (JPP).
- Tranquillini, W., and M. M. Caldwell. 1972. Integrated calibrations of plant gas exchange systems. *Ecology* 53:974-976.
- Transeau, E. N. 1926. The accumulation of energy by plants. *Ohio J. Sci.* 26:1-10.
- Voigt, G. K. 1962. The role of carbon dioxide in soil. In *Tree Growth*, T. T. Kozlowski, ed., pp. 205-220. New York: Ronald.
- Waksman, S. A., and R. L. Starkey. 1924. Microbiological analysis of soil as an index of soil fertility. VII. Carbon dioxide evolution. *Soil Sci.* 17:141-161.
- Wallace, D. H., J. L. Ozbun, and H. M. Munger. 1972. Physiological genetics of crop yield. *Advan. Agron.* 24:97-146.
- Walter, H. 1939. Grasland, Savanne und Busch der ariden Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jahrb. Wiss. Bot.* 87:850-860.
- . 1962. *Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung*, Vol. 1: *Die tropischen und subtropischen Zonen*. 538 pp. Jena: Fischer.
- Watson, D. J. 1958. The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Ann. Bot. Lond., N.S.* 22:37-54.
- Wein, R. W., and L. C. Bliss. 1974. Primary production in arctic cottongrass tussock tundra communities. *Arctic Alpine Res.* 6:261-274.
- White, E. H., W. L. Pritchett, and W. K. Robertson. 1971. Slash pine root biomass and nutrient concentrations. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 165-176. Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agriculture Experiment Station.
- Whittaker, R. H. 1961. Estimation of net primary production of forest and shrub communities. *Ecology* 42:177-180.
- . 1962. Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 43:357-377.
- . 1963. Net production of heath balds and forest heaths in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 44:176-182.
- . 1965. Branch dimensions and estimation of branch production. *Ecology* 46:365-370.
- . 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47:103-121.
- , and V. Garfine. 1962. Leaf characteristics and chlorophyll in relation to exposure and production in *Rhododendron maximum*. *Ecology* 43:120-125.
- , and G. M. Woodwell. 1967. Surface area relations of woody plants and forest communities. *Amer. Bot.* 54:931-939.
- , and G. M. Woodwell. 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York. *J. Ecol.* 56:1-25.



- , and G. M. Woodwell. 1969. Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.* 57: 157-174.
- , and G. M. Woodwell. 1971a. Measurement of net primary production of forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 5:159-175. Paris: UNESCO.
- , and G. M. Woodwell. 1971b. Evolution of natural communities. In *Ecosystem Structure and Function*, J. A. Wiens, ed., Corvallis: Oregon State Univ. *Ann. Biol. Colloq.* 31:137-159.
- , and W. A. Niering. 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. (V) Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology*. (In press.)
- , N. Cohen, and J. S. Olson. 1963. Net production relations of three tree species at Oak Ridge, Tennessee. *Ecology* 44:806-810.
- , F. H. Bormann, G. E. Likens, and T. G. Siccama. 1974. The Hubbard Brook ecosystem study: Forest biomass and production. *Ecol. Monogr.* 44:233-254.
- Wiegert, R. G., and F. C. Evans. 1964. Primary production and the disappearance of dead vegetation in an old field in southeastern Michigan. *Ecology* 45:49-63.
- Woodwell, G. M., and D. B. Botkin. 1970. Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques: The Brookhaven approach. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle, ed., *Ecological Studies* 1:73-85. New York: Springer-Verlag.
- , and W. R. Dykeman. 1966. Respiration of a forest measured by carbon dioxide accumulation during temperature inversions. *Science* 154:1031-1034.
- , and T. G. Marples. 1968. Production and decay of litter and moss in an oak-pine forest and the influence of chronic gamma irradiation. *Ecology* 49:456-465.
- , and R. H. Whittaker. 1968. Primary production in terrestrial communities. *Amer. Zool.* 8:19-30.
- Yoda, K. 1968. A preliminary survey of the forest vegetation of eastern Nepal. III. Plant biomass in the sample plots chosen from different vegetation zones. *J. College Arts Sci. Chiba Univ. Nat. Sci. Ser.* 5:277-302.
- , K. Shinozaki, H. Ogawa, K. Hozumi, and T. Kira. 1965. Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities. *J. Biol. Osaka City Univ.* 16:15-26.
- Young, H. E., ed. 1971. *Forest Biomass Studies: Symp. Int. Union Forest Res. Orgs.*, Gainesville, Fla. 1971. 205 pp. Orono, Maine: Univ. Maine, Life Sciences and Agricultural Experiment Station.
- , L. Strand, and R. Altenberger. 1964. Preliminary fresh and dry weight tables for seven tree species in Maine. *Tech. Bull. Maine Agr. Exp. Sta., Orono*, 12: 1-76.
- Zar, J. H. 1968. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *BioScience* 18:1118-1120.
- Zavitkovski, J. 1971. Dry weight and leaf area of aspen trees in northern Wisconsin. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 193-205. Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agricultural Experiment Station.
- , and R. D. Stevens. 1972. Primary productivity of red alder ecosystems. *Ecology* 53:235-242.
- Zelitch, I. 1964. Organic acid and respiration in photosynthetic tissue. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:121-142.

## 第 五 章

- Anon. 1956. *Prüfung fester Brennstoffe. Bestimmung der Verbrennungswärme und des Heizwertes*. DIN 51708 Beuth Vertrieb GmbH, Berlin W15 and Cologne.
- . 1958. *National Bureau of Standards Certificate, standard sample 39 h benzoic acid*. Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office 464336.
- . 1961. *American Oil Chemist's Official and Tentative Methods*, 2nd ed. Chicago, Illinois: American Oil Chemical Society.
- Begg, J. E. 1965. High photosynthetic efficiency in a low latitude environment. *Nature (London)* 203:1025–1926.
- Berger-Landefeldt, U. 1964. Über den Strahlungshaushalt verschiedener Pflanzenbestände. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 77:27–48.
- Bliss, L. C. 1962. Caloric and lipid content in alpine tundra plants. *Ecology* 43:753–757.
- Cummins, K. W., and J. C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 18:1–158.
- Gates, D. M. 1962. *Energy Exchange in the Biosphere*, 151 pp. New York: Harper and Row.
- . 1968. Energy exchange in the biosphere. In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp. 1965*, F. E. Eckardt, ed., *Natural Resources Res.* 5:33–43. Paris: UNESCO.
- Golley, F. B. 1960. Energy dynamics of a food chain of an old field community. *Ecol. Monogr.* 30:187–206.
- Golley, F. B. Energy values of ecological material. *Ecology* 42:581–584.
- . 1972. Energy flux in ecosystems. In *Ecosystem Structure and Function*, J. A. Wiens, ed. Corvallis, Oregon: Oregon State Univ. Ann. Biol. Colloq. 31: 69–90.
- Jordan, C. F. 1971. A world pattern of plant energetics. *Scient. Amer.* 59:425–433.
- Kaishio, Y., T. Hashizume, and H. Morimoto. 1961. Energy values of wild grass hay and rice straw for maintenance. In *2nd Symp. Energy Metabolism, Wageningen, 1961*. (EAPP Publ.) 10:165–176.
- Kamel, M. S. 1958. Efficiency of solar energy conversion as related with growth in barley. *Mededel. Landbouw. Hogesch. Wageningen* 58: 1–19.
- Kreh, R. 1965. *Produktivitätsstudien an Sonnenblumen*, 71 p. Stuttgart: Staatsexamensarbeit der Technischen Hochschule.
- Lieth, H. 1964. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geogr. Taschenbuch 1964/1965*, 72–80. Wiesbaden: Max Steiner Verlag.
- . 1965. Ökologische Fragen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. 1. *Qual. Plant. Mater. Veg.* 11:241–261.
- , and B. Pflanz. 1968. The measurement of calorific values of biological material and determination of ecological efficiency. In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp. 1965*, F. E. Eckardt, ed., *Natural Resources Research* 5:233–242. Paris: UNESCO.
- Lindeman, R. 1942. The trophic–dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399–418.
- Long, F. L. 1934. Application of calorimetric methods to ecological research. *Plant Physiol.* 9:323–338.
- Medina, E., and H. Lieth. 1964. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assim-

- lierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. *Beitr. Biol. Pflanz.* 40: 451-494.
- Mörikofer, W. 1940. Meteorologische Strahlungsmessmethoden für biologische und ökologische Untersuchungen. *Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel* 12: 13-75.
- Morowitz, H. J. 1968. *Energy Flow in Biology*, 179 pp. New York: Academic Press.
- Müller, D. 1960. Ökologische Energetik der Photosynthese. *Handbuch Pflanzenphysiol.* 5(pt. 2):255-268.
- , and J. Nielsen. 1965. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Forstlige Forsøgsvaesen Danmark* 29:69-160.
- Nijkamp, H. J. 1961. Some remarks about the use of the bomb calorimeter. In *2nd Symp. Energy Metabolism, Wageningen, 1961*. (EAAP Publ.) 10:86-93.
- Odum, E. P., and H. T. Odum. 1959. *Fundamentals of Ecology*, 2nd ed., 546 pp. Philadelphia, Pennsylvania: Saunders.
- Ovington, J. D. 1961. Some aspects of energy flow in plantations of *Pinus silvestris* L. *Ann. Bot. London* 25:12-21.
- Paine, R. 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2:145-164.
- Pflanz, B. 1964. *Der Energiegehalt und die ökologische Energieausbeute verschiedener Pflanzen und Pflanzenbestände*, 42 pp. Stuttgart: Staatsexamensarbeit der Technischen Hochschule.
- Rossini, F. E. (ed.) 1956. *Experimental Thermochemistry*. New York: Wiley (Interscience).
- Roth, W. A., and F. Becker. 1956. Kalorimetrische Methoden. *Verfahrens- und Messkunde der Naturwissenschaft*. Braunschweig: Vieweg.
- Runge, M. 1973. Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. *Scripta Geobotanica*, Vol. 4, 77 pp. Göttingen: Goltze Verlag.
- Sauberer, F., and O. Härtel. 1959. *Pflanze und Strahlung*. Leipzig.
- Schneider, W. 1962. Zur Brennwertbestimmung von organischen Substanzen mit Hilfe eines adiabatischen Kalorimeters. *Janke & Kunkel Nachr.* 7:2-4.
- Slobodkin, L. B. 1962. Energy in animal ecology. *Advan. Ecol. Res.* 1:69-99.
- Tanner, C. B., G. T. Thurtell, and J. B. Swan. 1963. Integration systems using a commercial coulometer. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 27:478-481.
- Watt, B. K., and A. L. Merrill. 1963. Composition of foods. *U. S. Dept. Agr., Handb. book 8*.

## 第 六 章

- Art, H. W., and P. L. Marks. 1971. A summary table of biomass and net annual primary production in forest ecosystems of the world. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 3-34. Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agriculture Experiment Station.
- Bray, J. R., and L. A. Dudkiewicz. 1963. The composition, biomass, and productivity of two *Populus* forests. *Bull. Torr. Bot. Club* 90:298-308.
- Cottam, G., E. Howell, F. Stearns, and N. Kubrigger. 1973. Productivity profile of Wisconsin (Report of work through August 31, 1972). Deciduous Forest Biome Memo Rep. 72-142.
- DeSelm, H. R., D. Sharpe, P. Baxter, R. Sayres, M. Miller, D. Natella, and R. Umber. 1971. Tennessee productivity profiles. 182 pp. (mimeogr.) US-IBP Eastern Deciduous Forest Biome Memo Rep. 71-13.



- Dorman, M., Jr., G. Burleson, J. Robertson, and J. Wheeler. 1970. *Profile, North Carolina Counties*, 2nd ed. Raleigh, North Carolina: Statistical Services Sect., Budget Div., Dept. of Administration.
- Duvigneaud, P., and S. Denaeyer-DeSmet. 1967. Biomass, productivity and mineral cycling in deciduous forests in Belgium. In *Symp. Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, H. E. Young, ed., pp. 167-186. Orono, Maine: Univ. of Maine Press.
- Filzer, P. 1951. *Die natürlichen Grundlagen des Pflanzenertrages in Mitteleuropa*, 198 pp. Stuttgart: Schweizerbart.
- Kira, T., K. Shinozaki, and K. Hozumi. 1969. Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant Cell Physiol.* 10:129-142.
- Knight, H. A., and J. P. McClure. 1966. North Carolina's timber. U. S. Forest Service Resource Bull. SE-5. Asheville, North Carolina: USDA Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station.
- Lieth, H. 1964. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geographisches Taschenbuch* 1954/1965, pp. 72-80. Wiesbaden: Steiner Verlag.
- . 1972. Computer mapping of forest data. In *Proc. 51st Annu. Mtg.*, pp. 53-79. Society of American Foresters, Appalachian Sect.
- Madgwick, H. I. A. 1968. Seasonal changes in biomass and annual production of an old-field *Pinus virginiana* stand. *Ecology* 49:149-152.
- Monsi, M. 1968. Mathematical models of plant communities. In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp. 1965*, F. E. Eckardt, ed., *Natural Resources Res.* 5:131-149. Paris: UNESCO.
- Nemeth, J. 1971. Dry-matter production in young loblolly (*Pinus taeda* L.) and slash pine (*Pinus elliotti*) plantations. Doctoral dissertation. Raleigh, North Carolina: North Carolina State Univ.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*, 3rd ed. 574 pp. Philadelphia, Pennsylvania: Saunders.
- Paterson, S. S. 1956. *The Forest Area of the World and its Potential Productivity*, 216 pp. Goteborg: Royal Univ. of Goteborg.
- Post, L. J. 1970. Dry-matter production of mountain maple and balsam fir in north-western New Brunswick. *Ecology* 51:548-550.
- Radford, J. R. 1971. Biological determination of the length of growing season in North Carolina: Computer mapping and environmental correlation for spring and fall plant phenophases. Master's thesis. Chapel Hill, North Carolina: Univ. of North Carolina.
- Reader, J. R. 1972. *SYMAP (version 5.16A) Instruction Manual*. Triangle Park, North Carolina: Triangle Univ. Computation Center, Research Div.
- . 1973. A phenological approach to the estimation of photosynthetic period and primary productivity of the macroregion and biome levels in the Eastern Deciduous Forest biome, 11 pp. (mimeogr., with illust.) US-IBP. Eastern Deciduous Forest Biome Memo Rep. 73-2.
- Satoo, T. 1967. Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*. In *Symp. Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, H. E. Young, ed., pp. 62-80. Orono, Maine: Univ. of Maine.
- . 1970. A synthesis of studies by the harvest method: Primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle, ed., *Ecological Studies* 1:55-72. New York: Springer-Verlag.

- Sharp, D. 1973. North Carolina productivity profile, rev. ed., 1972, 24 pp. (mimeogr.) US-IBP EDF Memo Rep. 73-4.
- Snedecor, G. W., and W. G. Cochran. 1967. *Statistical Methods*, 6th ed. Ames, Iowa: Iowa State Univ. Press.
- Stearns, F., et al. 1971. Productivity profile of Wisconsin, 35 pp. (mimeogr. with illust.) Deciduous Forest Biome Memo Rep. 71-14.
- Weck, J. 1955. *Forstliche Zuwachs- und Ertragskunde*, 2nd ed. Radebeul and Berlin: De Gruyter.
- Whigham, D., et al. 1971. The North Carolina productivity profile, 1971. 42 pp. (mimeogr.) US-IBP Eastern Deciduous Forest Biome Memo Rep. 23-71.
- Whittaker, R. H. 1961. Estimation of net primary production of forests and shrub communities. *Ecology* 42:177-180.
- . 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47:103-121.
- . 1970. *Communities and Ecosystems*, 162 pp. New York: Macmillan.
- , and G. M. Woodwell, 1968. Dimensions and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York. *J. Ecol.* 56:1-25.
- , and G. M. Woodwell. 1969. Structure, production, and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.* 57:155-174.
- Woodwell, G. M., and R. H. Whittaker. 1970. Primary production and the cation budget of the Brookhaven Forest. In *Symp. Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, H. E. Young, ed., pp. 151-166. Orono, Maine: Univ. of Maine.

## 第 七 章

- Albrecht, J. C. 1971. A climatic model of agricultural productivity in the Missouri River Basin. *Publ. Climatol.* 24(2):1-107. Centerton (Elmer), N.J.: Thornthwaite Lab. Climatol.
- Arkley, R. J. 1963. Relationships between plant growth and transpiration. *Hilgardia* 34:559-584.
- , and R. Ulrich. 1962. The use of calculated actual and potential evapotranspiration for estimating potential plant growth. *Hilgardia* 32:443-468.
- Art, H. W., P. L. Marks, and J. T. Scott. 1971. Progress report—Productivity profile of New York. 30 pp. (mimeogr.) US-IBP EDFB Memo Rep. 71-12.
- Beauchamp, J. J., and J. S. Olson. 1972. Estimates for the mean and variance of a lognormal distribution where the mean is a function of an independent variable. 22 pp. (mimeogr.) US-IBP EDFB Memo Rep. 71-101.
- Black, J. N. 1966. The utilization of solar energy by forests. *Forestry Suppl.* 98-109.
- Chang, J.-H. 1968a. *Climate and Agriculture: An Ecological Survey*, 304 pp. Chicago, Illinois: Aldine.
- . 1968b. The agricultural potential of the humid tropics. *Geograph. Rev.* 58: 333-361.
- . 1970. Potential photosynthesis and crop productivity. *Ann. Assoc. Amer. Geogr.* 60:92-101.
- Currie, P. O., and G. Peterson. 1966. Using growing-season precipitation to predict crested wheatgrass yields. *J. Range Mgt.* 19:284-288.
- Curtis, J. T. 1959. *The Vegetation of Wisconsin*, 657 pp. Madison, Wisconsin: Univ. of Wisconsin Press.

- Dansereau, P. 1962. The barefoot scientist. *Colo. Quart.* 12:101-115.
- DeSelm, H. R., D. Sharpe, P. Baxter, R. Sayres, M. Miller, D. Natella, and R. Umber. 1971. Final report; Tennessee productivity profile; 182 pp. (mimeogr.) US-IBP EDFB Memo Rep. 71-13.
- deWit, C. T. 1959. Potential photosynthesis of crop surfaces. *Neth. J. Agr. Sci.* 7:141-149.
- Drozdzov, A. V. 1971. The productivity of zonal terrestrial plant communities and the moisture and heat parameters of an area. *Sov. Geogr. Rev. Transl.* 12:54-59.
- Evans, F. C. 1956. Ecosystem as the basic unit in ecology. *Science* 123:1127-1128.
- Fenneman, N. A. 1938. *Physiography of the Eastern United States*, 714 pp. New York: McGraw-Hill Book Co.
- Friederichs, K. 1958. A definition of ecology and some thoughts about basic concepts. *Ecology* 39:154-159.
- Geiger, R. 1965. *The Atmosphere of the Earth* (12 wall maps and text). Darmstadt, Germany: Justus Perthes.
- Goff, F. G., F. P. Baxter, and H. H. Shugart, Jr. 1971. Spatial hierarchy for ecological modeling, 12 pp. (mimeogr.) US-IBP EDFB Rep. 71-41.
- Golley, F. B., and J. B. Gentry. 1965. A comparison of variety and standing crop of vegetation on a one-year and a twelve-year abandoned field. *Oikos* 15:185-199.
- Harris, W. F., and D. E. Todd. 1972. Forest root biomass production and turnover, 17 pp. (mimeogr.) US-IBP Memo Rep. 72-156.
- Kira, T., and T. Shidei. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.* 17:70-87.
- Lawson, G. J., G. Cottam, and O. Loucks. 1972. Structure and primary productivity of two watersheds in the Lake Wingra Basin, 51 pp. (mimeogr.) US-IBP EDFB Memo Rep. 72-98.
- Lieth, H. 1970. Phenology in productivity studies. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle, ed., *Ecological Studies* 1:29-46. New York: Springer-Verlag.
- . 1971. The phenological viewpoint in productivity studies. In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvigneaud, ed., *Ecology and Conservation*, Vol. 5, 71-84. Paris: UNESCO.
- . 1973. Primary production: Terrestrial ecosystems. *Human Ecol.* 1:303-332.
- , and E. Box. 1972. Evapotranspiration and primary productivity: C. W. Thornthwaite Memorial Model. In *Papers on Selected Topics in Climatology*, J. R. Mather, ed. (*Thornthwaite Mem.* 2:37-46.) Elmer, New Jersey: C. W. Thornthwaite Associates.
- Loucks, O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability. *Amer. Zool.* 10:17-25.
- Lowry, W. P. 1969 *Weather and Life: An Introduction to Biometeorology*, 305 pp. New York: Academic Press.
- Manogaran, C. 1972. Climatic limitations on the potential for tree growth in southern forests. Unpublished dissertation. Carbondale, Illinois: Southern Illinois Univ.
- Monteith, J. L. 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Ann. Bot. N.S.* 29:17-37.
- Munn, R. E. 1970. *Biometeorological Methods*, 336 pp. New York: Academic Press.
- Novikoff, A. B. 1945. The concept of integrative levels and biology. *Science* 101: 209-215.



- Odum, E. P. 1960. Organic production and turnover in old field ecosystems. *Ecology* 41:34-49.
- Rosenzweig, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: Prediction from climatological data. *Amer. Natur.* 102:67-74.
- Rowe, J. S. 1961. The level-of-integration concept and ecology. *Ecology* 42:420-427.
- Sharp, D. D., H. Lieth, and D. Whigham. Chapter 6, this volume.
- Sollins, P., and R. M. Anderson. 1971. Dry-weight and other data for trees and woody shrubs of the Southeastern United States. ORNL-IBP-71-6, 80 pp. Oak Ridge, Tennessee: Oak Ridge National Laboratory.
- Stanhill, G. 1960. The relationship between climate and the transpiration and growth of pastures. In *Proc. 8th Int. Grassland Congress*, Tel Aviv: 293-296.
- Stearns, F., N. Kobriger, G. Cottam, and E. Howell. 1971. Productivity profile of Wisconsin, 82 pp. (mimeogr.) US-IBP EDFB Memo Rep. 71-14.
- Tennessee Valley Authority. 1967. TVA forest inventory field manual for county-wide units and watersheds in the Tennessee Valley, 20 pp. (mimeogr.) Norris, Tennessee: Forest Survey Sect., Forest Products Branch, Div. of Forestry, Fisheries and Wildlife Development.
- Thorntwaite, C. W., and J. R. Mather. 1957. Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. *Publ. Climatol.* 10(3):181-311. Centerton, N.J.: Thorntwaite Lab. Climatol.
- Thorntwaite, C. W. Associates. 1964. Average climatic water balance data of the continents, Part 7: United States. *Publ. Climatol.* 17(3):415-615. Centerton, N.J.: Thorntwaite Lab. Climatol.
- U. S. Bureau of the Census, Census of Agriculture. 1967. Statistics for the State and Counties, Tennessee. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office.
- Whigham, D., and H. Lieth. 1971. North Carolina Productivity Profile 1971, 143 pp. (mimeogr.) US-IBP EDFB Memo Rep. 71-9.
- Whittaker, R. H. 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47:103-121.
- Woodwell, G. M. 1967. Radiation and the patterns of nature. *Science* 156:461-470.
- . 1970. The energy cycle of the biosphere. *Sci. Amer.* 223:64-74.
- Zahner, R., and J. R. Donnelly. 1967. Refining correlations of water deficits and radial growth in young red pine. *Ecology* 48:525-530.
- , and A. R. Stage. 1966. A procedure for calculating daily moisture stress and its utility in regressions of tree growth on weather. *Ecology* 47:64-74.

## 第 八 章

- Anderson, G. C. 1969. Subsurface chlorophyll maximum in the northeast Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 14:386-391.
- Anon. 1973. A guide to the measurement of marine primary production under some special conditions. *Monographs on Oceanographic Methodology*, No. 3, 73 pp. Paris: UNESCO.
- Bakus, G. J. 1967. The feeding habits of fishes and primary production at Eniwetok, Marshall Islands. *Micronesica* 3:135-149.
- Barber, R. T., R. C. Dugdale, J. J. MacIsaac, and R. L. Smith. 1972. Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Invest. Pesquera* 35:171-193.

- Bellamy, D. J., D. M. John, and A. Whittick. 1968. The "kelp forest ecosystem" as a "phytometer" in the study of pollution of the inshore environment. *Underwater Assoc. Rep.* 79-82.
- , A. Whittick, D. M. John, and D. J. Jones. 1973. A method for the determination of seaweed production based on biomass estimates. *Monographs on Oceanographic Methodology*, No. 3, pp. 27-33. Paris: UNESCO.
- Bunt, J. S. 1963. Diatoms of Antarctic sea ice as agents of primary production. *Nature (London)* 199:1255-1257.
- . 1965. Measurements of photosynthesis and respiration in a marine diatom with the mass spectrometer and with carbon-14. *Nature (London)* 207:1373-1375.
- . 1968. Some characteristics of microalgae isolated from Antarctic sea ice. *Antarctic Res. Ser.* 11:1-14.
- , and C. C. Lee. 1970. Seasonal primary production in Antarctic sea ice at McMurdo Sound in 1967. *J. Marine Res.* 28:304-320.
- Bunt, J. S., C. C. Lee, and E. Lee. 1972. Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments. *Marine Biol.* 16:28-36.
- Dugdale, R. C. 1967. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification, and significance. *Limnol. Oceanogr.* 12:685-695.
- Eppley, R. W., J. N. Rogers, and J. J. McCarthy. 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 14:912-920.
- , and J. D. H. Strickland. 1968. Kinetics of marine phytoplankton growth. *Advan. Microbiol. Ser.* 1:23-62.
- FAO. 1971. *Yearbook of Fishery Statistics*, Vol. 30: *Catches and Landings*, 469 pp. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Heald, E. J. 1971. Estuarine and coastal studies: The production of organic detritus in a south Florida estuary. *Sea Grant Tech. Bull.* No. 6, pp. 1-105. Coral Gables, Florida: Univ. of Miami.
- Hickling, C. F. 1970. Estuarine fish farming. *Advan. Marine Biol.* 8:119-213.
- Hutner, S. H., and L. Provasoli. 1964. Nutrition of algae. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 15:37-56.
- Jackson, W. A., and R. J. Volk. 1970. Photorespiration. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 21:385-432.
- Johnston, C. S. 1969. The ecological distribution and primary production of macrophytic marine algae in the Eastern Canaries. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 54:473-490.
- Kanwisher, J. W. 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds. In *Some Contemporary Studies in Marine Science*, H. Barnes, ed., pp. 407-420. London: Allen and Unwin.
- , and S. A. Wainwright. 1967. Oxygen balance in some reef corals. *Biol. Bull.* 133:378-390.
- Karo, H. A. 1956. World coastline measurements. *Int. Hydrograph. Rev.* 33:131-140.
- Koblentz-Mishke, O. J., V. V. Volkovinsky, and J. G. Kabanova. 1970. Plankton primary production of the world ocean. In *Scientific Exploration of the South Pacific*, W. S. Wooster, ed., pp. 183-193. Washington, D.C.: National Academy of Science.

- McAllister, D. C. 1970. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In *Marine Food Chains*, J. H. Steele, ed., pp. 419-457. Berkeley: Univ. of California.
- MacIsaac, J. J., and R. C. Dugdale. 1969. The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 16:45-58.
- Mann, K. H. 1972. Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Marine Biol.* 14:199-209.
- . 1973. Seaweeds: Their productivity and strategy for growth. *Science* 182: 975-981.
- Marsh, J. A. 1970. Primary productivity of reef-building calcareous red algae. *Ecology* 51:255-263.
- Marshall, N., D. M. Skauen, H. C. Lampe, and C. A. Oviatt. 1973. Primary production of benthic microflora. *Monographs on Oceanographic Methodology*, No. 3, pp. 37-44. Paris: UNESCO.
- Provasoli, L. 1963. Organic regulation of phytoplankton fertility. In *The Sea*, M. N. Hill, ed., Vol. 2, pp. 165-219. New York: Wiley (Interscience).
- , J. J. A. McLaughlin, and M. R. Droop. 1957. The development of artificial media for marine algae. *Arch. Mikrobiol.* 25:392-428.
- Qasim, S. Z., and P. M. A. Bhattathiri. 1971. Primary production of a sea grass bed on Kavaratti Atoll (Laccadives). *Hydrobiologia* 38:29-38.
- Rabinowitch, E. I. 1945. *Photosynthesis*. Vol. I. New York: Wiley (Interscience).
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum, and F. A. Richards. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. In *The Sea*, M. N. Hill, ed., Vol. 2, pp. 76-77. New York: Wiley (Interscience).
- Russell-Hunter, W. D. 1970. *Aquatic Productivity*, 306 pp. London: Macmillan.
- Ryther, J. H. 1956. Interrelation between photosynthesis and respiration in the marine flagellate, *Dunaliella euchlora*. *Nature (London)* 178:861-862.
- . 1959. Potential productivity of the sea. *Science* 130:602-608.
- . 1963. Geographic variations in productivity. In *The Sea*, M. N. Hill, ed., Vol. 2, pp. 347-380. New York: Wiley (Interscience).
- . 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166:72-76.
- , and W. M. Dunstan. 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* 171:1008-1013.
- Sieburth, J. M., and A. Jensen. 1969. Studies on algal substances in the sea. II. The formation of gelbstoff by exudates of Phaeophyta. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* 3:275-289.
- Smayda, T. J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Marine Biol. Annu. Rev.* 8:353-414.
- Steele, J. H. 1969. Notes on some theoretical problems in production ecology. In *Primary Productivity in Aquatic Environments*, C. R. Goldman, ed., pp. 383-398. Los Angeles: Univ. of California Press.
- , and I. E. Baird. 1968. Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.* 13:14-25.
- Steemann Nielsen, E. 1952. The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 18:117-140.
- , and V. K. Hansen. 1959. Measurements with the carbon-14 technique of the respiration rates in natural populations of phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 5:222-233.



- , and E. Aabye Jensen. 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.* 1:49-135.
- Strickland, J. D. H. 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In *Chemical Oceanography*, J. P. Riley and G. Skirrow, eds., Vol. 1, pp. 477-610. New York: Academic Press.
- , and T. R. Parsons. 1965. A manual of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Can.* No. 125.
- Thomas, J. P. 1971. Release of dissolved organic matter for natural populations of marine phytoplankton. *Marine Biol.* 11:311-323.
- Vishniac, W. 1971. Limits of microbial productivity in the ocean. In *Microbes and Biological Productivity*, D. E. Hughes and A. H. Rose, eds., *Symp. Soc. Gen. Microbiol.* 21:355-366.
- Wassink, K. E. C. 1959. Efficiency of light energy conversion in plant growth. *Plant Physiol.* 34:356-361.
- Wassman, E. R., and J. Ramus. 1973. Primary production measurements for the green seaweed *Codium fragile* in Long Island Sound. *Marine Biol.* 21:289-298.
- Westlake, D. F. 1963. Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.* 38:385-425.
- Woodwell, G. M., P. H. Rich, and C. A. S. Hall. 1973. Carbon in estuaries. In *Carbon and the Biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Brookhaven Symp. Biol.* 24:221-240. Springfield, Va.: Tech. Inf. Center and Atomic Energy Comm. (CONF-720510).

## 第九章

- Aleem, A. A., and A. A. Samaan. 1969. Productivity of Lake Mariut, Egypt. II. Primary production. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 54:491-527.
- Allen, H. 1971. Primary productivity, chemoorganotrophy, and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of a lake. *Ecol. Monogr.* 41:97-127.
- Beeton, A. M. 1969. Changes in the environment and biota of the Great Lakes. In *Eutrophication: Causes, Consequences, and Correctives*, pp. 150-187. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Beeton, A. M. and W. T. Edmondson. 1972. The eutrophication problem. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29:673-682.
- Birge, E. A., and C. Juday. 1934. Particulate and dissolved organic matter in inland lakes. *Ecol. Monogr.* 4:440-474.
- Brylinsky, M., and K. H. Mann. 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.* 18:1-14.
- Culver, D. A., and G. J. Brunskill. 1969. Fayetteville Green Lake. V. Studies of primary production and zooplankton in a meromictic marl lake. *Limnol. Oceanogr.* 14:862-873.
- Davis, C. C. 1966. Plankton studies in the largest great lakes of the world, Special Rep. 14, Center for Great Lakes Studies, pp. 1-36. Ann Arbor, Michigan: Univ. of Michigan.
- Edmondson, W. T. 1969. Eutrophication in North America. In *Eutrophication: Causes, Consequences, and Correctives*, pp. 124-149. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- . 1972. Nutrients and phytoplankton in Lake Washington. In *Nutrients and Eutrophication*, G. E. Likens, ed., Special Symp. Vol. 1, pp. 172-193. Lawrence, Kansas: American Society of Limnology and Oceanography.

- Findenegg, I. 1964. Bestimmung des Trophiegrades von Seen nach der Radiocarbon-methode. *Naturwissenschaften* 51(15):1-2.
- . 1966. Phytoplankton und Primäproduktion einiger ostschweizerischer Seen und des Bodensees. *Schweiz. Z. Hydrol.* 28:148-171.
- Fisher, S. G., and G. E. Likens. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrated approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* 43: 421-439.
- Fogg, G. E. 1969. Oxygen—versus  $^{14}\text{C}$ -methodology. In *A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments*, R. A. Vollenweider, ed., *IBP Handbook No. 12*, pp. 76-78. Philadelphia, Pennsylvania: Davis.
- Goldman, C. R. (ed.). 1966. *Primary Productivity in Aquatic Environments*. [Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 (Suppl.)] Berkeley, California: Univ. of California Press.
- . 1967. Integration of field and laboratory experiments in productivity studies. In *Estuaries*, G. H. Lauff, ed. Washington, D. C.: American Association for the Advancement of Science Publ. 83:346-352.
- . 1968. Aquatic primary production. *Amer. Zool.* 8:31-42.
- , D. T. Mason, and J. E. Hobbie. 1967. Two Antarctic desert lakes *Limnol. Oceanogr.* 12:295-310.
- Hammer, U. T. 1970. Primary production in saline lakes. *Austral. Soc. Limnol. Bull.* 3:20.
- , K. F. Walker, and W. D. Williams. 1973. Derivation of daily phytoplankton production estimates from short-term experiments in some shallow eutrophic Australian saline lakes. *Austral. J. Marine Freshwater Res.* 24:259-266.
- Hasler, A. D., and B. Ingersoll. 1968. Dwindling lakes. *Natural Hist.* 77(9):1-6.
- Hobbie, J. E. 1964. Carbon 14 measurements of primary production in two arctic Alaskan lakes. *Verhandl. Int. Ver. Limnol.* 15:360-364.
- Hogetsu, K., and S. Ichimura. 1954. Studies on the biological production of Lake Suwa. VI. The ecological studies on the production of phytoplankton. *Jap. J. Bot.* 14:280-303.
- Hutchinson, G. E. 1957. *A Treatise on Limnology* Vol. 1: *Geography, Physics, and Chemistry*, 1015 pp. New York: Wiley.
- . 1970. The biosphere. *Sci. Amer.* 223(3):44-53.
- . 1973. Eutrophication. *Amer. Sci.* 61:269-279.
- Hynes, H. B. N. 1963. Imported organic matter and secondary productivity in streams. *Proc. 16th Int. Congr. Zool.* Washington, D.C., 1963, 4:324-329.
- Jónasson, P. M., and J. Kristiansen. 1967. Primary and secondary production in Lake Esrom. Growth of *Chironomus anthracinus* in relation to seasonal cycles of phytoplankton and dissolved oxygen. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 52:163-217.
- Jordan, M., and G. E. Likens. 1975. An organic carbon budget for an oligotrophic lake in New Hampshire, U.S.A. *Verhandl. Int. Ver. Limnol.* 19. (In Press)
- Ketelle, M. J., and P. D. Uttormark. 1971. Problem lakes in the United States. Tech. Rep. 16010 EHR 12/71, 282 pp. Madison, Wisconsin: Univ. of Wisconsin, Water Resources Center.
- Kozhov, M. 1963. *Lake Baikal and Its Life*, 344 pp. The Hague: Junk.
- Lean, D. R. S. 1973. Phosphorus dynamics in lake water. *Science* 179:678-680.
- Lehman, J. T., D. B. Botkin, and G. E. Likens. 1975. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.* (In Press)

- Lewis, W. M. Jr. 1974. Primary production in the plankton community of a tropical lake. *Ecol. Monogr.* 44:377-409.
- Likens, G. E. 1972a. Eutrophication and aquatic ecosystems. In *Nutrients and Eutrophication*, G. E. Likens, ed., Special Symp. Vol. 1, pp. 3-14. Lawrence, Kansas: American Society of Limnology and Oceanography.
- (ed.). 1972b. *Nutrients and Eutrophication*. Special Symp. Vol. 1, 328 pp. Lawrence, Kansas: American Society of Limnology and Oceanography.
- Lund, J. W. G. 1967. Planktonic algae and the ecology of lakes. *Sci. Progr. London* 55:401-419.
- , F. J. H. Mackereth, and C. H. Mortimer. 1963. Changes in depth and time of certain chemical and physical conditions and of the standing crop of *Asterionella formosa* Hass. in the North Basin of Windermere in 1947. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 246:255-290.
- Mathiesen, H. 1963. Om planteplanktonets produktion af organisk stof nogle naeringsrige søer på Sjælland. *Ferskvandsfiskeribladet* 1963 (1, 2). 8 pp.
- Melack, J. M., and P. Kilham. 1971. Primary production by phytoplankton in East African alkaline lakes. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 52:45.
- Meriläinen, J. 1970. On the limnology of the meromictic lake Valkiajärvi, in the Finnish Lake District. *Ann. Bot. Fenn.* 7:29-51.
- Moskalenko, B. K. 1972. Biological productive system of Lake Baikal. *Verhandl. Int. Ver. Limnol.* 18:568-573.
- Nace, R. L. 1960. Water management, agriculture, and ground-water supplies. *U.S. Geol. Surv. Circ.* 415:1-11.
- Odum, H. T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* 1:102-117.
- Oglesby, R. T. 1969. Effects of controlled nutrient dilution on the eutrophication of a lake. In *Eutrophication: Causes, Consequences, and Correctives*, pp. 483-493. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Penman, H. L. 1970. The water cycle. *Sci. Amer.* 223(3):99-108.
- Peterka, J. J., and L. A. Reid. 1968. Primary production and chemical and physical characteristics of Lake Ashtabula Reservoir, North Dakota. *Proc. N. Dak. Acad. Sci.* 22:138-156.
- Powers, C. F., D. W. Schultz, K. W. Malueg, R. M. Brice, and M. D. Schuldt. 1972. Algal responses to nutrient additions in natural waters. II. Field experiments. In *Nutrients and Eutrophication*, G. E. Likens, ed., Special Symp. Vol. 1, pp. 141-156. Lawrence, Kansas: American Society of Limnology and Oceanography.
- Ragotzkie, R. A. 1974. The Great Lakes rediscovered. *Amer. Sci.* 62:454-464.
- Rødhe, W. 1958. The primary production in lakes: Some results and restrictions of the  $^{14}\text{C}$  method. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Int. Explor. Mer* 144:122-128.
- . 1969. Crystallization of eutrophication concepts in northern Europe. In *Eutrophication: Causes, Consequences, and Correctives*, pp. 50-64. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Russell-Hunter, W. D. 1970. *Aquatic Productivity*. 306 pp. New York: Macmillan.
- Sakamoto, M. 1966. The chlorophyll content in the euphotic zone in some Japanese lakes and its significance in the photosynthesis production of phytoplankton communities. *Bot. Mag. Tokyo* 79:77-83.



- Schindler, D. W., and S. K. Holmgren. 1971. Primary production and phytoplankton in the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario, and other low-carbonate waters, and a liquid scintillation method for determining  $^{14}\text{C}$  activity in photosynthesis. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28:189-201.
- Sorokin, Y. I. 1966. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. In *Primary Productivity in Aquatic Environments*, C. R. Goldman, ed. [*Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 (Suppl.)], 181-205. Berkeley, California: Univ. of California Press.
- Steemann Nielsen, E. 1955. The production of organic matter by the phytoplankton in a Danish lake receiving extraordinary great amounts of nutrient salts. *Hydrobiology* 7:68-74.
- Talling, J. F.; R. B. Wood, M. V. Proper, and R. M. Baxter. 1973. The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: Evidence from Ethiopian lakes. *Freshwater Biol.* 3:53-76.
- Vollenweider, R. A. 1968. *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication*. Paris: Organization for Economic Cooperation and Development (DAS/CSI/68.27), 159 pp.
- (ed.). 1969. A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments. *International Biological Programme Handbook No. 12:1-213*. Philadelphia, Pennsylvania: Davis.
- , M. Munawar, and P. Stadelmann. 1974. A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 31:739-762.
- Walker, K. 1973. Studies on a saline lake ecosystem. *Austral. J. Mar. Freshwater Res.* 24:21-71.
- Westlake, D. F. 1963. Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.* 38:385-425.
- 1966. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. In *Primary Productivity in Aquatic Environments*, C. R. Goldman, ed. [*Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (Suppl.)], 229-248. Berkeley, California: Univ. of California Press.
- Wetzel, R. G. 1966. Variations in productivity of Goose and hypereutrophic Sylvan Lakes, Indiana. *Invest. Indiana Lakes and Streams* 7:147-184.
- , and P. H. Rich. 1973. Carbon in freshwater systems. In *Carbon and the Biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds., pp. 241-263. Springfield, Virginia: Tech. Inf. Center, U.S. Atomic Energy Commission (CONF-720510). (*Brookhaven Symp. Biol.* 24:241-263.)
- , P. H. Rich, M. C. Miller, and H. L. Allen. 1972. Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard-water lake. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 29 (Suppl.):185-243.
- Whittaker, R. H. 1961. Experiments with radiophosphorus tracer in aquarium microcosms. *Ecol. Monogr.* 31:157-188.
- 1970. *Communities and Ecosystems*, 162 pp. New York: Macmillan.
- , and G. E. Likens. 1969. Net primary production and plant biomass for major ecosystems and for the Earth's surface. [Table presented at the *Brussels Symp. Productivity of Forest Ecosystems (1969)* and published by Whittaker (1970) and Whittaker and Woodwell (1971).]
- , and G. E. Likens. 1973. Carbon in the biota. In *Carbon and the biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds., pp. 281-302. Springfield, Virginia: Tech. Inf. Center and Atomic Energy Comm. (CONF-720510). (*Brookhaven Symp. Biol.* 24:281-302.)

- , and G. M. Woodwell. 1971. Measurement of net primary production of forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4, 159–175. Paris: UNESCO.

## 第 十 章

- Art, H. W., P. L. Marks, and J. T. Scott. 1971. Productivity profile of New York, 30 pp. Eastern Deciduous Forest Biome Memo Rep. 71-12.
- , and P. L. Marks. 1971. A summary table of biomass and net annual primary production in forest ecosystems of the world. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 1–34. (Int. Union of Forest Res. Organizations Conf., Sect. 25, Gainesville, Florida.) Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agriculture Experiment Station.
- Aruga, Y., and M. Monsi. 1963. Chlorophyll amount as an indicator of matter productivity in bio-communities. *Plant Cell Physiol.* 4:29–39.
- Bandhu, D. 1971. A study of the productive structure of tropical dry deciduous forest at Varanasi, 111 pp. Ph.D. Thesis. Varanasi: Banares Hindu University.
- Barreto, L. S., and F. A. Soares. 1972. Carta provisória da produtividade primária líquida dos ecossistemas terrestres de Moçambique. *Rev. Cienc. Agron. Lourenço Marques* 5:11–18.
- Bazilevich, N. I., L. E. Rodin, and N. N. Rozov. 1970. Untersuchungen der biologischen Produktivität in geographischer Sicht. (In Russian.) *5te Tagung Geogr. Ges. USSR, Leningrad*.
- Bazilevich, N. I., and L. Ye. Rodin. 1971. Geographical regularities in productivity and the circulation of chemical elements in the earth's main vegetation types. *Sov. Geogr. Rev. Transl.* 12:24–53.
- Bowen, H. J. M. 1966. *Trace Elements in Biochemistry*, 241 pp. New York: Academic Press.
- Bray, J. R. 1962. The primary productivity of vegetation in central Minnesota, USA and its relationships to chlorophyll content and albedo (German summ.) In *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, H. Lieth, ed., pp. 102–109. Stuttgart: Fischer.
- , and E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Advan. Ecol. Res.* 2:101–157.
- Cummins, K. W., and J. C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 18:1–158.
- Dennis, J. G., and L. L. Tieszen. 1971. Primary production and nutrient dynamics of tundra vegetation at Barrow, Alaska. In Preliminary report of Project 3111, S. Bowen, ed., 1971 Progr. Rep. Tundra Biome US-IBP. 1:35–37.
- DeSelm, H. R., D. Sharpe, P. Baxter, R. Sayres, M. Müller, D. Natella, and R. Ueber. 1971. Tennessee productivity profiles. Eastern Deciduous Forest, 182 pp. (mimeogr.) Biome Memo Rep. 71–13.
- DuVigneaud, P. (ed.) 1967. *L'écologie, science moderne de synthèse*. In *Ecosystèmes et biosphère*, Vol. 2, 135 pp. Brussels, Ministère de l'Éducation Nationale et Culturelle.
- Ellenberg, H., and D. Mueller-Dombois. 1967. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stg. Rübel, Zürich* 37:21–55.
- Filzr, P. 1951. *Die natürlichen Grundlagen des Pflanzeiertrages in Mitteleuropa*, 198 pp. Stuttgart: Schweizerbart.

- Gabrielsen, E. K. 1960. Chlorophyllkonzentration und Photosynthese. *Handb. Pflanzenphysiol.* 2:156-167. Berlin and Heidelberg: Springer.
- Geyger, E. 19 ' . Methodische Untersuchungen zur Erfassung der assimilierenden Gesamtoberflächen von Wiesen. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stifg. Rübel, Zürich* 35:41-112.
- Golley, F. B. 1972. Energy flux in ecosystems. In *Ecosystem Structure and Function*, J. A. Wiens, ed. Corvallis, Oregon: Oregon State Univ. *Ann. Biol. Colloq.* 31:69-90.
- Jordan, D. F. 1971a. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.* 59:127-143.
- . 1971b. A world pattern of plant energetics. *Amer. Sci.* 59:425-433.
- Junge, C. E., and G. Czeplak. 1968. Some aspects of the seasonal variation of carbon dioxide and ozone. *Tellus* 20:422-434.
- Kira, T., and H. Ogawa. 1971. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp., 1969*, P. Duvingneaud, ed., *Ecology and Conservation*, Vol. 4:309-322. Paris: UNESCO.
- Kreh, R. 1965. Untersuchungen über den Aufbau und die Stoffproduktion eines Sonnenblumenbestandes. 71 pp. with table volume. Doctoral thesis, Stuttgart-Hohenheim: Landwirtschaftl. Hochschule.
- Lieth, H. 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, 156 pp. Stuttgart: Fischer.
- . 1963. The role of vegetation in the carbon dioxide content of the atmosphere. *J. Geophys. Res.* 68:3887-3898.
- . 1964. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geographisches Taschenbuch*, 1964/65, pp. 72-80. Wiesbaden: Steiner-Verlag.
- . 1965. Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. *Qual. Plant. Mater. Veg.* 12:241-261.
- . 1975. The primary productivity in ecosystems. Comparative analysis of global patterns. In *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. Van Dobben and R. H. Lowe-McConnel, eds. The Hague: Junk. (In press.)
- . 1972. Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. *Z. Angew. Bot.* 46: 1-37.
- Lieth, H., D. Osswald, and H. Martens. 1965. Stoffproduktion, Spross/Wurzel-Verhältnis, Chlorophyllgehalt und Blattfläche von Jungpappeln. *Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. Forstpflanz.* 1965:70-74.
- , and B. Pflanz. 1968. The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency (French summ.). In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp. 1965*, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Res.* Vol. 5:233-242. Paris: UNESCO.
- Lossaint, P., and M. Rapp. 1969. Repartition de la matière organique et cycle du carbone dans les groupements forestiers et arbustifs méditerranéens, sempervirents. In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvingneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:597-614. Paris: UNESCO.
- Martens, H. J. 1964. Untersuchungen über den Blattflächenindex und die Methoden zu seiner Messung. 51 pp. Thesis, Stuttgart: Univ. of Stuttgart.
- Medina, E., and H. Lieth. 1963. Contenido de clorofila de algunas asociaciones vegetales de Europa Central y su relacion con la productividad. *Qual. Plant Mater. Veg.* 9:219-229.



- , and H. Lieth. 1964. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, 'assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. *Beitr. Biol. Pflanz.* 40:451-494.
- , and J. J. San Jose. 1970. Analisis de la productividad de caña de azucar. II. *Turrialba* 20:149-152.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3rd. ed., 574 pp. Philadelphia: Saunders.
- Olson, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322-331.
- . 1970. Geographic index of world ecosystems. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. Reichle, ed., *Ecological Studies* 1:297-304. New York: Springer-Verlag.
- Pflanz, B. 1964. Der Energiegehalt und die ökologische Energieausbeute verschiedener Pflanzen und Pflanzenbestände. Thesis, 42 pp. Stuttgart: Univ. of Stuttgart.
- Reader, R. 1971. Net primary productivity and peat accumulation in Southeastern Manitoba. Master's thesis, 220 pp. Winnipeg: Univ. of Manitoba.
- Reichle, D., ed. 1970. *Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Ecological Studies* 1, 304 pp. New York: Springer.
- Rodin, L. E., and N. I. Bazilevich. 1967. *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*, 288 pp. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Schultz, G. 1962. Blattfläche und Assimilationsleistung in Beziehung zur Stoffproduktion. Untersuchungen an Zuckerrüben. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 75:261-267.
- Stearns, F., N. Kobriger, G. Cottam, and E. Howell. 1971. Productivity profile of Wisconsin, 35 pp. (with appendices, mimeogr.) Eastern Deciduous Forest Biome Memo Rep. 71-14.
- Vareschi, V. 1953. Sobre las superficies de asimilacion de sociedades vegetales de cordilleras tropicales y estratropicales. *Bolet. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 14:121-173.
- Whigham, D., H. Lieth, R. Noggle, and D. Gross. 1971. Productivity profile of North Carolina: Preliminary results, 42 pp. (with appendixes.) Eastern Deciduous Forest Biome Memo Rep. 71-9.
- Whittaker, R. H. 1962. Classification of natural communities. *Bot. Rev.* 28:1-239.
- . 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47:103-121.
- . 1970. *Communities and Ecosystems*, 162 pp. New York: Macmillan.
- , and G. E. Likens. 1969. World productivity estimate, Brussels Symp. 1969, published in Whittaker (1970) and Whittaker and Woodwell (1971).
- , and G. M. Woodwell. 1971. Measurement of net primary production of forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:159-175. Paris: UNESCO.
- Young, H. E., ed. 1968. *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, 245 pp. Orono, Maine: Univ. of Maine.

## 第 十 一 章

- Ambasht, R. S., A. N. Maurya, and U. N. Singh. 1972. Primary production and turnover in certain protected grasslands of Varanasi, India, In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 43-50. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- Annual report of the Indian Forest and Grassland Research Institute at Jhansi. 1969. (Unpublished data.)

- Art, H. W., and P. L. Marks. 1971. A summary of biomass and net annual primary production in forest ecosystems of the world. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 1-34. (Internat. Union Forest Research Organizations Conf., Sect. 25, Gainesville, Florida.) Orono, Maine: Univ. of Maine.
- Baudhu, D. 1971. A study of the productive structure of tropical dry deciduous forest at Varanasi. Ph.D. thesis. Banaras: Banaras Hindu Univ.
- Bartholomew, M. V., J. Meyer, and H. Laudelot. 1953. Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region. *Publ. INEAC Ser. Sci.* 57:27 p.
- Bazilevich, N. I., and L. E. Rodin. 1966. The biological cycle of nitrogen and ash elements in plant communities of the tropical and sub-tropical zones. *Forestry Abstr.* 27:357-368.
- Bernhard-Reversat, F., C. Hüttl, and G. Lemee. 1972. Some aspects of the seasonal ecologic periodicity and plant activity in an evergreen rain forest of the Ivory Coast: (In French with English summ.). In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 217-218; 219-234. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- Byldenstien, J. 1962. The *Trachypogon* savanna in the high plains. Ecological study of the area surrounding Calatgo, Guafico State, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 23:139-206.
- Bourlière, F., and M. Hadley. 1970. The ecology of tropical savannas. In *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 1, pp. 125-152.
- Bray, R., and E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. In *Advan. Ecol. Res.*, J. B. Cragg, ed., Vol. 2, pp. 101-157. New York: Academic Press.
- Brüning, E. F. 1974. Ökosysteme in den Tropen. *Umschau* 74(13):405-410.
- Choudhary, V. B. 1972. Seasonal variation in standing crop and net above-ground production in *Dichanthium annulatum* grassland at Varanasi. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 51-57. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- Daubenmire, R. 1972. Standing crops and primary production in savanna derived from semideciduous forest in Costa Rica. *Bot. Gaz.* 133:395-401.
- Gillet, H. 1961. Pâturages sahéliens de Ranch de l'ouadi rimé. *J. Agr. Trop. Bot. Appl.* 8:465-536.
- . 1967. Essai d'évaluation de la biomasse végétale en zone sahélienne (végétation annuelle). *J. Agr. Trop. Bot. Appl.* 14:123-258.
- Golley, F. B. 1972. Summary. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 407-413. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- , and H. Lieth. 1972. Bases of organic production in the tropics. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 1-26. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- , and R. Misra. 1972. Organic production in tropical ecosystems. *BioScience* 22:735-736.
- Golley, F., H. T. Odum, and K. Wilson. 1962. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology* 43:9-19.
- Gupta, R. K., S. K. Saxena, and S. K. Sharm. 1972. Above-ground productivity of grasslands at Jodhpur, India. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 75-93. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- Hopkins, B. 1962. Biological productivity in Nigeria. *Sci. Assoc. Nigeria Proc.* 1/3: 20-28.

- . 1965. Observations on savanna burning in the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. *J. Appl. Ecol.* 2:367–381.
- . 1968. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. V. The vegetation of the savanna site with special reference to its seasonal changes. *J. Ecol.* 56:97–115.
- Janzen, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipteroearpaceae. *Biotropica* 6:69–103.
- Jordan, C. F. 1971a. A world pattern in plant energetics. *Amer. Sci.* 59:425–433.
- . 1971b. Productivity of a tropical rain forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.* 59:127–142.
- Kira, T., and T. Shidei. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of western Pacific. *Jap. J. Ecol.* 17:70–87.
- , H. Ogawa, K. Yoda, and K. Ogino. 1967. Comparative ecological studies in three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry-matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. *Nature Life SE Asia* 5:149–174.
- Klinge, H. 1968. Litter production in an area of Amazonian terra firma forest. I. Litter-fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazonia* 1(4): 287–301.
- Lemon, E. R., L. H. Allen, and L. Muller. 1970. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. II. *BioScience* 20:1054–1059.
- Lieth, H. 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. 156 p. Stuttgart: Fischer.
- . 1972. Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. *Zeit. Angew. Bot.* 46:1–37.
- . 1973. Primary production: Terrestrial ecosystems. *Human Ecol.* 1:303–332.
- Louw, A. J. 1968. Fertilizing natural veld on red loam soil of the Springbok flats. 2. Effect of sulphate of ammonia and superphosphate on air-dry yield and mineral content. *S. Afr. J. Agr. Sci.* 11:629–636.
- Madge, D. S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia* 5:273–288.
- Mathews, C. P., and D. F. Westlake. 1969. Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality. *Oikos* 20:156–160.
- Medina, E., and M. Zelwer. 1972. Soil respiration in tropical plant communities. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 245–267. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- Misra, R. 1972. A comparative study of net primary productivity of dry deciduous forest and grassland of Varanasi, India. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 279–293. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- Morel, G., and F. Bourlière. 1962. Relations écologiques des avifaunes sédentaires et migratrices dans une savane-sahélienne du bas Sénégal. *Terre et Vie* 16:371–393.
- Müller, D., and J. Nielsen. 1965. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Forstl. Forsøgsv. Danm.* 29:69–160.
- Norman, M. J. T. 1963. The pattern of dry matter and nutrient content changes in native pastures at Katherine, N.T. *Austral. J. Exp. Agr. Animal Husbandry* 3:119–124.
- Nye, P. H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant Soil* 8:333–346.



- , and D. J. Greenland. 1960. The soil under shifting cultivation. *Tech. Commonw. Bur. Soils* 51:1-156.
- Odum, E. P., and H. T. Odum. 1959. *Fundamentals of Ecology*, Chapter 3, 546 pp. Philadelphia, Pennsylvania: Saunders.
- Odum, H. T. 1970. Summary: An emerging view of the ecological system at El Verde. In *A Tropical Rain Forest*, H. T. Odum and R. F. Pigeon, eds., Vol. I, pp. 191-289. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. of Technical Information.
- , and C. F. Jordan. 1970. Metabolism and evapotranspiration of the lower forest in a giant plastic cylinder. In *A Tropical Rain Forest*, H. T. Odum and R. F. Pigeon, eds., Vol. I, pp. 165-189. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission, Div. of Technical Information.
- Pearsall, W. H. 1959. Production ecology. *Sci. Progr.* 47:106-111.
- Rains, A. B. 1963. Grassland research in northern Nigeria 1952-1962. *Misc. Pap. Inst. Agr. Res. Samaru* 1:1-67.
- Rodin, L. E., and N. I. Bazilevich. 1967. *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*, 288 pp. London: Oliver and Boyd.
- Roland, J.-C. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée. *Terre et Vie* 21:228-248.
- Rozanov, B. G., and I. M. Rozanova. 1964. The biological cycle of nutrient elements of bamboo in the tropical forests of Burma. *Bot. Zh.* 49(3):348-357.
- Singh, J. S. 1968. Net above-ground community productivity in the grasslands at Varanasi. In *Proc. Symp. Rec. Advan. Trop. Ecol.* 2, R. Misra and B. Gopal, eds., pp. 631-653. Varanasi: International Society of Tropical Ecology.
- , and P. S. Yadava. 1972. Biomass structure and net primary productivity in the grassland ecosystem at Kurukshetra. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 59-74. Athens: Georgia: Univ. of Georgia.
- Varshney, C. K. 1972. Productivity of Delhi grasslands. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 27-42. Athens: Georgia: Univ. of Georgia.
- Vyas, L. N., R. K. Garg, and S. K. Agarwal. 1972. Net above-ground production in the monsoon vegetation at Udaipur. In *Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Production*, P. M. Golley and F. B. Golley, eds., pp. 95-99. Athens, Georgia: Univ. of Georgia.
- Walter, H. 1954. Le facteur eau dans les régions arides et sa signification pour l'organisation de la végétation dans les contrées sous-tropicales. In *Colloques Internationaux des Centre National de la Recherche Scientifique*. Vol. 59, pp. 27-39. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique. Les Divisions Ecologiques du Monde.
- Wanner, H. 1970. Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. *J. Ecol.* 58:543-547.
- Westlake, D. F. 1963. Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.* 38:385-425.
- Whittaker, R. H., and G. M. Woodwell. 1971. Measurement of net primary production of forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp.* 1969, P. Duvingneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:159-175. Paris: UNESCO.

## 第 十 二 章

- Art, H. W., and P. L. Marks. 1971. A summary table of biomass and net annual primary production in forest ecosystems of the world. In *Forest Biomass Studies*, H. E. Young, ed., pp. 3-34. (Int. Union of Forest Res. Organizations Conf. Sect. 25, Gainesville, Florida.) Orono, Maine: Univ. of Maine, Life Sciences and Agriculture Experiment Station.
- Drozдов, A. V. 1971. The productivity of zonal terrestrial plant communities and the moisture and heat parameters of an area. *Soviet Geogr. Rev. Transl.* 12: 54-60.
- Dudnik, E. E. 1972. SYMAP Manual. Cambridge, Massachusetts: Laboratory of Computer Graphics and Spatial Analysis, Graduate School of Design, Harvard Univ.
- Ewel, T. 1971a. Biomass changes in early tropical forest succession. *Turrialba* 21: 110-112.
- . 1971b. Ph.D. thesis, Chapel Hill, North Carolina: Univ. of North Carolina.
- Geiger, R. 1965. World Atmosphere Series of Maps, Map No. WA6: *Annual Effective Evapotranspiration*. Darmstadt: Justus Perthes.
- Gessner, F. 1959. *Hydrobotanik*, Vol. 2. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften.
- Jordan, C. F. 1971. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage: *J. Ecol.* 59:127-143.
- Kira, T., and H. Ogawa. 1971. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp.* 1969, P. Duvingneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4: 309-321. Paris: UNESCO.
- Lieth, H. 1956. Ein Beitrag zur Frage der Korrelation zwischen mittleren Klimawerten und Vegetationsformationen. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 69:169-176.
- , and F. Zauner. 1957. Vegetationsformationen und mittlere Klimadaten. *Flora* 144:290-296.
- . 1961. La produccion de sustancia organica por la capa vegetal terrestre y sus problemas. *Acta Cient. Venez.* 12:107-114.
- . 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. 156 pp. Stuttgart: Fischer.
- . 1963. The rôle of vegetation in the carbon dioxide content of the atmosphere. *J. Geophys. Res.* 68:3887-3898.
- . 1964. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. In *Geographisches Taschenbuch 1964/65*, pp. 72-80. Wiesbaden: Steiner.
- , D. Osswald, and H. Martens. 1965. Stoffproduktion, Spross/Wurzel-Verhältnis, Chlorophyllgehalt und Blattfläche von Jungpappeln. *Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. Forstpflanz.* 1965:70-74.
- . 1965a. Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. *Qual. Plant. Mater. Veg.* 12:241-261.
- . 1965b. Indirect methods of measurement of dry matter production. *Methodology of Plant Ecophysiology: Proc. Montpellier Symp.*, F. E. Eckardt, ed. *Arid Zone Research* Vol. 25:513-518. Paris: UNESCO.
- . 1968. The determination of plant dry matter production with special emphasis on the underground parts. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: Proc. Copenhagen Symp.* 1965, F. E. Eckardt, ed. *Natural Resources Res.*, Vol. 5:179-186. Paris: UNESCO.

- . 1970. Predicted annual fixation of carbon for the land-masses and oceans of the world. [Map on front end paper.] In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. Reichle, ed. *Ecological Studies*, Vol. 1. Heidelberg: Springer-Verlag.
- . 1971. Mathematical modeling for ecosystems analyses. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvinéaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:567–575. Paris: UNESCO.
- . 1972a. Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. (Symp. German Botanical Soc., Innsbruck, Austria, Sept., 1971.) *Z. Angew. Bot.* 46: 1–37.
- . 1972b. Modeling the primary productivity of the world, 10 pp. (offset) Deciduous Forest Biome Memo Rep. 72-9, March 1972.
- . 1973. Primary production: Terrestrial ecosystems. *Human Ecol.* 1:303–332.
- , ed. 1974a *Phenology and Seasonality Modeling. Ecological Studies*, Vol. 8, 444 pp. New York: Springer-Verlag.
- , 1974b. Primary productivity of successional stages. In *Vegetation Dynamics*, R. Knapp, ed. *Handbook of Vegetation Science*, Vol. 8:187–193. The Hague: W. Junk.
- . 1975. The primary productivity in ecosystems. Comparative analysis of global patterns. In *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. Dobben and R. H. Lowe-McConnel, eds. The Hague: W. Junk. (In press.)
- , and E. Box. 1972. Evapotranspiration and primary productivity; C. W. Thornthwaite Memorial Model. *Publications in Climatology*, Vol. 25(2):37–46. Centerton/Elmer, New Jersey: C. W. Thornthwaite Associates.
- Medina, E. 1970. Estudios eco-fisiológicos de la vegetación tropical. *Bol. Soc. Venez. Cinc. Nat.* 29:63–88.
- Mitscherlich, E. A. 1954. Bodenkunde für Landwirte. In *Forstwirte und Gärtner*, 7th ed. Berlin and Hamburg: Parey.
- Nemeth, J. 1971. Doctoral thesis, Raleigh, North Carolina: North Carolina State Univ.
- Reader, R. 1971. Net primary productivity and peat accumulation in Southeastern Manitoba, 220 pp. Master's thesis. Winnipeg: Univ. of Manitoba.
- . 1973. Leaf Emergence, Leaf Coloration, and Photosynthetic Period-productivity Models for the Eastern Deciduous Forest Biome, 167 pp. and appendix. Doctoral thesis. Chapel Hill, North Carolina: Univ. of North Carolina, Ecology Curriculum.
- , and UNC Applied Programming Group. 1972. SYMAP (Version 5.16A) *Instruction Manual*, 65 pp. Document No. LSR-139-0. Research Triangle Park, North Carolina: Triangle Universities Computation Center.
- , J. S. Radford, and H. Lieth. 1974. Modeling important phytophenological events in Eastern North America. In *Phenology and Seasonality Modeling*, H. Lieth, ed. *Ecological Studies*, Vol. 8:329–348. New York: Springer-Verlag.
- Walter, H. 1939. Grasland, Savanne und Busch der ariden Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jahrb. Wiss. Bot.* 87:850–860.
- . 1964. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung*, Vol. 1: *Die tropischen und subtropischen Zonen*, 538 pp. Jena: Fischer.
- . 1968. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung*, Vol. 2: *Die gemäßigten und arktischen Zonen*, 1001 pp. Jena: Fischer.
- , and H. Lieth. 1960–1967. *Climate Diagram World Atlas*. Jena: Fischer.



Wellis, C., and H. Lieth. 1970. Preliminary assessment of the productivity of a *Pinus taeda* plantation in the Piedmont of North Carolina, 41 pp. (mimeogr.) Report to the Deciduous Forest Biome Headquarters.

Whittaker, R. H. 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47:103-121.

———, and G. M. Woodwell. 1971. Measurement of net primary production of forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. DuVigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:159-174. Paris: UNESCO.

### 第 十 三 章

Box, E. 1975. MAPCOUNT und andere Programme zur Herstellung, Weiterverarbeitung, und quantitativen Auswertung statistischer, vom Computer gedruckter Landkarten. Special Publ. of the Kernforschungsanlage Jülich GmbH, (In press.)

Geiger, R. 1965. The atmosphere of the earth, Map No. WA6. *Annual Effective Evapotranspiration*. Darmstadt: Justus Perthes.

Harvard Graduate School of Design. SYMAP Program and SYMAP Reference Manual for Synagraphic Computer Mapping. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ.

Junge, C. E., and Czeplak, G. 1968. Some aspects of seasonal variation of carbon dioxide and ozone. *Tellus* 20:422-433.

Lieth, H. 1964. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. In *Geographisches Taschenbuch 1964/65*, pp. 72-80. Wiesbaden: Steiner.

———. 1971. The net primary productivity of the earth with special emphasis on the land areas. In *Perspectives on Primary Productivity of the Earth*, R. Whittaker, ed. (Symp. AIBS 2nd Natl. Congr., Miami, Florida, October 1971.)

———. 1972. Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. (Symp. Deut. Bot. Gesell., Innsbruck, Austria, Sept. 1971.) *Z. Angew. Bot.* 46:1-37.

———. 1973. Primary production: Terrestrial ecosystems. *Human Ecol.* 1:303-332.

———. 1975. The primary productivity in ecosystems. Comparative analysis of global patterns. In *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. Van Dobben and R. H. Lowe-McConnel, eds. The Hague: Dr. W. Junk. (In press.)

———, and E. Box. 1972. Evapotranspiration and primary productivity; C. W. Thornthwaite Memorial Model. In *Papers on Selected Topics in Climatology*, J. R. Mather, ed., Thornthwaite Memorial Vol. 2 (*Publications in Climatology* Vol. 25(2):37-46). Elmer, New Jersey: C. W. Thornthwaite Associates.

Rand-McNally. 1969. *Rand-McNally International Atlas*. Chicago: Illinois: Rand-McNally.

———. *Standard outline map of the World*, Robinson Projection. 1" = 500 miles equatorial scale. Chicago, Ill.: Rand-McNally and Co.

Reader, R., and UNC Applied Programming Group. 1972. SYMAP (Version 5.16A) *Instruction Manual*, 65 pp. Document No. LSR-139-0. Research Triangle Park, North Carolina: Triangle Universities Computation Center.

Robinson, A. H. 1974. A new map projection: Its development and characteristics. *Intl. Yearbook of Cartography*, 14:145-155.

Walter, H., and H. Lieth. 1960-1967. *Klimadiagramm-Weltatlas*. Jena: VEB Fischer.

Whittaker, R. H., and G. E. Likens. 1973a. Primary production: The biosphere and man. *Human Ecol.* 1:357-369.

- , and G. E. Likens. 1973b. Carbon in the biota. In *Carbon and the Biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Brookhaven Symp. Biol.* 24:281–302. Springfield, Virginia: Natn. Tech. Inform. Serv. (CONF-720510).
- , and G. M. Woodwell. 1969. Measurement of net primary production of forests. (*IBP-UNESCO Conf. Brussels, 1969.*) Brookhaven, New York: Brookhaven National Laboratory Document No. 14056.
- , and G. M. Woodwell. 1971. Mesurement of net primary production of forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp. 1969*, P. Duvigneaud, ed. *Ecology and Conservation*, Vol. 4:159–175. Paris: UNESCO.

## 第 十 四 章

- Adjahoun, E. J. 1962. Étude phytosociologique des savanes de Basse Côte d'Ivoire (savanes lagunaires), Table II. *Vegetatio* 11:1–38.
- Advanced Research Projects Agency (ARPA). U.S. Department of Defense, Cooperative Research Programme No. 27, Tropical Environmental Data (TREND), Table 7, p. 42. Bangkok: ASRCT.
- Atlas of Nutritional Data on United States and Canadian Feeds.* 1971. Washington, D.C.: National Academy of Science.
- Auclair, A. N., and F. G. Goff. 1971. Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *Amer. Nat.* 105:459–528.
- Birge, E. A., and C. Juday. 1922. *The Inland Lakes of Wisconsin. The Plankton: I. Its Quantity and Chemical Composition.* *Wisc. Geol. Nat. Hist. Serv. Bull.* 64 *Sci. Ser.* 13:1–222.
- Blake, S. F., and A. C. Atwood. 1967. *Geographical Guide to the Floras of the World, Part I.* New York: Hafner.
- , and A. C. Atwood. 1961. *Geographical Guide to the Floras of the World, Part II.* (USDA Misc. Publ. No. 797.) Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office.
- Borgstrom, Georg (ed.). 1962. *Fish as Food, Vol. II: Nutrition, Sanitation and Utilization.* New York: Academic Press.
- Boyd, C. E. 1970. Nutrient content of offal and small fish from some freshwater fish cultures. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 99:809–811.
- Bump, G. 1947. *The Ruffed Grouse: Life History, Propagation, Management.* New York State Conservation Dept.
- Cochrane, V. W. 1958. *Physiology of Fungi*, 524 pp. New York: Wiley.
- Cohen, J. E. 1968. Alternate derivations of a species-abundance relation. *Amer. Nat.* 102:165–172.
- Connell, J. H., and E. Orias. 1964. The ecological regulation of species diversity. *Amer. Nat.* 98:399–414.
- Dansereau, P. 1954. Studies on central Baffin vegetation, L. Bray Island, Table II. *Vegetatio* 5–6:329–339.
- Davis, A. 1970. *Let's Eat Right to Keep Fit.* New York: New America Library.
- Fraenkel, G. S. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129:1466–1470.
- French, C. E., S. A. Liscinsky, and D. R. Miller. 1957. Nutrient composition of earthworms. *J. Wildlife Mgmt.* 21:348.
- Frodin, D. G. 1964. *Guide to the Standard Floras of the World.* 59 p. mimeo. Knoxville, Tennessee: Univ. of Tennessee.

- Goód, R. 1964. *Geographical Guide to the Floras of the World*. London: Longmans.
- Heen, E., and R. Kreuzer. 1962. Fish in nutrition. *Fishing News*.
- Hegnauer, R. 1963. *Chemotaxonomie der Pflanzen*; Vol. 1. Basel: Birkhäuser.
- Hillis, W. E. 1962. *Wood Extractives*, pp. 332-333. New York: Academic Press.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*, rev. ed. San Jose, California: Tropical Science Center.
- Jordan, W. H. 1912. *The Feeding of Animals*, 9th ed. New York: Macmillan.
- Kleiber, M. 1961. *The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics*, 454 pp. New York: Wiley.
- Kollmann, W. A. 1968. *Principles of Wood Science and Technology*, p. 56. New York: Springer-Verlag.
- Lemée, G. 1952. Contribution à la connaissance phytosociologique des confins Saharo-Marocains, Table III. *Vegetatio* 4:137-154.
- Lieth, H. 1953. *Untersuchungen über die Bodenstruktur und andere vom Tritt abhängende Faktoren in den Rasengesellschaften des Rheinisch-Bergischen Kreises*. Ph.D. dissertation; Table III. Cologne: Univ. of Cologne.
- Loucks, O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Amer. Zool.* 10:17-25.
- MacArthur, R. H. 1960. On the relative abundance of species. *Amer. Nat.* 94:25-36.
- . 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc. London* 1:19-30.
- , and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*, 203 pp. Princeton, New Jersey: Princeton Univ.
- McNaughton, S. J. 1966. Ecotypic function in the *Typha* community. *Ecol. Monogr.* 36:297-325.
- Muller, C. H. 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bull. Torr. Bot. Club* 93:332-351.
- . 1970. The role of allelopathy in the evolution of vegetation. In *Biochemical Copevolution*, K. L. Chambers, ed. Corvallis: Oregon State Univ. Biology Colloq. 29:13-31.
- Mutch, R. W. 1970. Wildland fires and ecosystems—a hypothesis. *Ecology* 5:1046-1051.
- Petrall, P. 1972. A comparative analysis of income (productivity) distribution in plant communities and human societies. In *Papers on Productivity and Succession in Ecosystems*, H. Lieth, ed., pp. 19-51. EDF Biome Memo Report 72-10.
- Pourriot, R., and L. Leborgne. 1970. Teneurs en protéines, lipides, et glucides de zooplanktons d'eau douce. *Ann. Hydrobiol.* 1(2):171-178.
- Reisigl, H., and H. Pitschmann. 1958-1959. Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der Zentralen Ötztaler Alpen (Tirol), Table 14. *Vegetatio* 8:93-129.
- Risser, P. G. 1971. Composition of the primary producers on the Pawnee site. In *The Grassland Ecosystem. A Synthesis Volume*, N. French, ed. Fort Collins, Colorado: Range Science Dept., Colorado State Univ.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: A comparative study. *Amer. Nat.* 102:243-282.
- Seidel, K. 1955. Die Flechtbinse. In *Die Binnengewässer*, A. Thienemann, ed., Vol. 21, 216 pp. Stuttgart: Schweizerbart.



- Stiven, A. E. 1961. Food energy available for and required by the blue grouse chick. *Ecology* 42:547-553.
- Van Balgooy, M. M. J. 1969. A study on the diversity of island floras. *Blumea* 17 1:139-178.
- Welch, P. S. 1953. *Limnology*, pp. 273-276; 301-304. New York: McGraw-Hill Book Co.
- Wenzel, H. F. J. 1970. *The Chemical Technology of Wood*, pp. 97-100. New York: Academic Press.
- Whigham, D. F. 1971. An ecological study of *Uvularia perfoliata* in the Blackwood Division of Duke Forest, North Carolina. Ph.D. dissertation. Chapel Hill, North Carolina: Univ. of North Carolina.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147:250-260.
- . 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47:103-121.
- . 1969. Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symp. Biol.* 22:178-196.
- . 1970a. *Communities and Ecosystems*, 162 pp. New York: Macmillan.
- . 1970b. Biochemical ecology of higher plants. In *Chemical Ecology*, E. Sondheimer and J. B. Simeone, eds., pp. 43-70. New York: Academic Press.
- . 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- , and P. P. Feeny. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171:757-770.
- , and G. E. Likens. 1973. Carbon in the biota. In *Carbon and the Biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Brookhaven Symp. Biol.* 24:281-302.
- , and W. A. Niering 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona 5. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology* (in press).
- Williams, C. B. 1943. Area and number of species. *Nature (London)* 152:264-267.
- . 1964. *Patterns in the Balance of Nature*, 324 pp. London: Academic Press.
- Woodwell, G. M. 1967. Radiation and the patterns of nature. *Science* 156:461-470.

## 第 十 五 章

- Bazilevich, N. I., L. Ye. Rodin, and N. N. Rozov. 1971. Geographical aspects of biological productivity. *Sov. Geogr. Rev. Transl.* 12:293-317. (Transl. from *Mat. V. Syezda Geogr. Obshch. USSR*, Leningrad, 1970.)
- Bolin, B. (ed.). 1971. *Air Pollution Across National Boundaries: The Impact on the Environment of Sulfur in Air and Precipitation*, 96 pp. (Rep. of the Swedish Preparatory Committee for the U.N. Conference on Human Environment.) Stockholm: Norstedt.
- Bronfenbrenner, U. 1970. *Two Worlds of Childhood, U.S. and U.S.S.R.*, 190 pp. New York: Age Foundation.
- Brown, L. R. 1970. Human food production as a process in the biosphere. *Scient. Amer.* 223(3):160-170.
- Clark, Colin. 1967. *Population Growth and Land Use*, 406 pp. New York: Macmillan.
- Cloud, P. 1973. Is there intelligent life on earth? In *Carbon and the Biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Brookhaven Symp. Biol.* 24:265-280. Springfield, Virginia: Natl. Tech. Inform. Serv. (CONF-720510).

- Connell, K. H. 1941. *The Population of Ireland 1750-1845*, 293 pp. Oxford: Clarendon.
- Cook, E. 1971. The flow of energy in an industrial society. *Scient. Amer.* 224(3): 134-144.
- . 1972. Energy for millenium three. *Technol. Rev.* 75(2):16-23.
- Crowe, B. L. 1969. The tragedy of the commons revisited. *Science* 166:1103-1107.
- Doxiadis, C. A. 1970. Ekistics, the science of human settlements. *Science* 170:393-404.
- Durand, J. D. 1960. The population statistics of China, A.D. 2-1953: *Population Studies* 13:209-256.
- Ehrlich, P. R., and A. H. Ehrlich. 1970. *Population, Resources, Environment: Issues in Human Ecology*, 383 pp. San Francisco, California: Freeman.
- , and J. P. Holdren. 1969. Populations and panaceas, a technological perspective. *BioScience* 19:1065-1071.
- FAO. 1970. *Provisional Indicative World Plan for Agricultural Development*, 2 vols., 672 pp. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- . 1971a. *Production Yearbook, 1970*, Vol. 24, 822 pp. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- . 1971b. *Yearbook of Fishery Statistics, 1970*, Vol. 30: *Catches and Landings*, 469 pp. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- . 1971c. *Yearbook of Forest Products, 1969-70*, 230 pp. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- Forrester, J. W. 1970. *World Dynamics*, 142 pp. Cambridge, Massachusetts: Wright Allen.
- Goldsmith, E. R. D., R. Allen, M. Allaby, J. Davoll, and S. Lawrence. 1972. A blueprint for survival. *Ecologist* 2(1):1-43; also *Congressional Record* H209-232, Jan. 24, 1972.
- Golley, F. B. 1972. Energy flux in ecosystems. In *Ecosystem Structure and Function*, J. A. Wiens, ed., Corvallis: Oregon State Univ. Ann. Biol. Colloq. 31:69-90.
- Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science* 162:1243-1248.
- Heggestad, H. E., and E. F. Darley. 1969. Plants as indicators of the air pollutants ozone and PAN. (French and German summs.). In *Air Pollution: Proc. 1st European Congr. on Influence of Air Pollution on Plants and Animals, Wageningen 1968*, pp. 329-335. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- Heilbroner, R. L. 1974. *An Inquiry into the Human Prospect*, 150 pp. New York: Norton.
- Hollingsworth, T. H. 1969. *Historical Demography*, 448 pp. Ithaca, New York: Cornell Univ.
- Ho, Ping-Ti. 1959. *Studies on the Population of China, 1368-1953*, 341 pp. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ.
- Holt, S. J. 1969. The food resources of the ocean. *Scient. Amer.* 221(3):178-194.
- Howell, R. K., and D. F. Kremer. 1970. Alfalfa yields as influenced by air quality. *Phytopathology* 60:1297.
- Hubbert, M. K. 1969. Energy resources. In *Resources and Man, a Study and Recommendations*, by the Committee on Resources and Man, P. Cloud, chairman, pp. 157-242. Washington: National Academy of Sciences; and San Francisco: Freeman.

- . 1971. The energy resources of the earth. *Scient. Amer.* 224(3):60-70.
- Hulett, H. R. 1970. Optimum world population. *BioScience* 20:160-161.
- Istock, C. 1969. A corollary to the dismal theorem. *BioScience* 19:1079-1081.
- Kobientz-Mishke, O. J., V. V. Volkovinsky, and J. G. Kabanova. 1970. Plankton primary production of the world ocean. In *Scientific Exploration of the South Pacific*, W. S. Wooster, ed., pp. 183-193. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Kovda, V. A. 1971. The problem of biological and economic productivity of the earth's land areas. *Sov. Geogr.: Rev. Transl.* 12:6-23.
- Lieth, H. 1973. Primary production: terrestrial ecosystems. *Human Ecol.* 1:303-332.
- . 1975. The primary productivity in ecosystems. Comparative analysis of global patterns. In *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. Van Dobben, and R. H. Lowe-McConnell, eds. The Hague: Dr. W. Junk (in press).
- Likens, G. E., F. H. Bormann, and N. M. Johnson. 1972. Acid rain. *Environment* 14(2):33-40.
- Malthus, T. R. 1798. *First Essay on Population*. Reprinted with notes by J. Bonar, 1926, 396 pp. London: Royal Economic Society and New York: Macmillan.
- Meadows, D. H., D. L. Meadows, J. Randers, and W. W. Behrens III. 1972. *The Limits to Growth: A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*, 205 pp. New York: Universe.
- Miller, P. R. 1969. Air pollution and the forests of California. *Calif. Air Envir.* 1(4): 1-3.
- Olson, J. S. 1970. Carbon cycles and temperate woodlands. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle, ed., *Ecological Studies* 1:226-241. New York: Springer-Verlag.
- Platt, J. 1969. What we must do. *Science* 166:1115-1121.
- Reinhard, M., A. Armengaud, and J. Dupaquier. 1968. *Histoire générale de la population mondiale*, 708 pp. Paris: Montchrestien.
- Rodin, L. E., N. I. Bazilevich, and N. N. Rozov. 1975. Productivity of the world's main ecosystems. In *Productivity of the World Ecosystems: Proc. Seattle Symp. 1974*, D. E. Reichle, ed. Washington, D.C.: National Academy of Sciences. (In press).
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166:72-76.
- SCEP. 1970. *Man's Impact on the Global Environment: Report of the Study of Critical Environmental Problems (SCEP)*, 319 pp. Cambridge and London: Massachusetts Institute of Technology.
- Steinhart, J. S., and C. E. Steinhart. 1974. Energy use in the U.S. food system. *Science* 184:307-316.
- TIE. 1972. *Man in the Living Environment: Report of the Workshop on Global Ecological Problems*, 267 pp. Madison, Wisconsin: The Institute of Ecology and Univ. Wisconsin.
- Whittaker, R. H. 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47:103-121.
- . 1970. *Communities and Ecosystems*, 162 pp. New York: Macmillan; see also 2nd ed., 1975, 385 pp.
- , and G. E. Likens. 1973a. Carbon in the biota. In *Carbon and the Biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Brookhaven Symp. Biol.* 24:281-302. Springfield, Virginia: Natl. Tech. Inform. Serv. (CONF-720510).



- , and G. E. Likens. 1973b. Primary production: The biosphere and man. *Human Ecol.* 1:357-369.
- , and G. M. Woodwell. 1971. Measurement of net primary production of forests. (French summ.) In *Productivity of Forest Ecosystems: Proc. Brussels Symp.* 1969. P. Duvingneaud, ed., *Ecology and Conservation*, Vol. 4: 159-175. Paris: UNESCO.
- , and G. M. Woodwell. 1972. Evolution of natural communities. In *Ecosystem Structure and Function*, J. A. Wiens, ed. Corvallis: *Oregon State Univ. Ann. Biol. Colloq.* 31:137-159.
- , F. H. Bormann, G. E. Likens, and T. G. Siccama. 1974. The Hubbard Brook ecosystem study: Forest biomass and production. *Ecol. Monogr.* 44:233-254.
- Woodwell, G. M., P. H. Rich, and C. A. S. Hall. 1973. Carbon in estuaries. In *Carbon and the Biosphere*, G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Brookhaven Symp. Biol.* 24:221-240. Springfield, Virginia: Natl. Tech. Inform. Serv. (CONF-720510).

# 索引

## 二 画

- 二氧化碳 Carbon dioxide 8, 9, 10, 30, 31, 32, 36, 37, 96—99, 176  
二氧化碳、测定 Carbon dioxide, measurements 19—21, 96—97  
人口统计的变化 Demographic transition 297  
人为富营养化 Eutrophication, cultural 186—189  
pH 值变化,生产量的测定 pH change, production measurement by 30  
人口增长 Population growth 296, 297, 299, 300, 301—304  
人口稳定 Population stabilization 298—300  
人口过剩 Overpopulation 296, 303

## 三 画

- 山槭 *Acer spicatum* (mountain maple) 68, 93  
山杨 *Populus tremuloide* (aspen) 94  
小亚细亚 Asia Minor 219  
大陆架 Continental shelf 196, 286  
干物质 Dry matter  
    卡值 Calorie values of 112, 118, 121, 192  
    碳含量 Carbon content of 3, 10, 21, 165, 172  
    化学组成 Chemical composition of 274—282  
    净第一性生产力 Net primary productivity 3, 100, 190  
与生物量有关的生产效率, Efficiency of productivity relative to Biomass.,  
    见生物量积累率  
叶绿素 Chlorophyll 58, 60—61, 78—79, 103, 197, 286, 290  
叶表面积 Leaf surface area 58, 60—61, 78—79, 105—195, 286, 290  
光 Light 170, 197, 290  
大叶山毛榉 *Fagus grandifolia* (American beech) 73  
大圆柱体 Giant cylinder 98  
大堡礁 Great Barrier Reef 161  
大烟山,田纳西州 Great Smoky Mountains, Tenn. 57—61, 94, 106, 151, 154  
大峡谷 Great Valley 144  
工业增长 Industrial growth 297, 302, 306  
山月桂 *Kalmia latifolia* (mountain laurel) 60, 93

马里尤特湖,埃及 Lake Mariut, Egypt 181  
 土地利用种类 Land use categories 122—126, 128, 154  
 大差异地区 Large diverse areas 260  
 大树木在估算上的效应 Large tree effects on estimates 83—84  
 大型植物 Macrophytes 44, 45, 177, 189  
 马尔萨斯 Malthus 296, 301  
 马萨诸塞 Massachusetts 141, 201  
 大洋洲 Oceania 250, 251, 258  
 与环境的联系: Relations to environment  
     海拔 Elevation 109, 110  
     蒸散作用 Evapotranspiration 108, 149—153 230—236  
     营养物质 Nutrients 160—169, 186—189  
     降水量 Precipitation 108, 209, 220, 226  
     温度 Temperature 110, 164, 220—223  
     物种 Species 267—270  
     层 Stratal 264—269  
 大杜鹃 *Rhododendron maximum* (great rosebay) 58, 60, 93  
 小径材 Sapling 140, 142  
 土壤呼吸 Soil respiration 99, 100  
 马铃薯 *Solanum tuberosum* (potato) 92  
 干旱草原 Steppe, arid 92  
 大草藻 *Thalassia testudinum* (eelgrass) 162  
 三叶草 *Trifolium parryi* (alpine clover) 92  
 上涌流 Upwelling zones 165, 196, 287

#### 四 画

水生群落,生物量 Aquatic communities, biomass 285, 289  
 水生群落,叶绿素含量 Aquatic communities, chlorophyll content of 196,  
     286, 287  
 水域第一性生产量 Aquatic primary production 165—173, 185, 257—261  
     285  
 水域第一性生产力,测定 Aquatic primary productivity, measurement of 17—  
     50, 178—181  
 水域生产力 Aquatic productivity 159—174  
 水域生产力,模型 Aquatic productivity, modeling 45—46, 163, 169—171  
 水值计算 Water value, calculation of 118, 119



- 日本冷杉 *Abies* (Japanese fir) 68—73
- 巴哈马群岛 Bahamas 250, 251, 258
- 比克曼温度计 Beckmann thermometer 117
- 无林沼泽的生产力 Blanket bog productivity 53
- 中国 China 298, 299
- 计算机地图 Computer maps 217—242
- 分解者, 化学组成 Decomposers, chemical composition of 281
- 丹麦 Denmark 184
- 化学分析中的能量, 计算 Energy from chemical analyses, calculation of 120—121
- 气体交换法 Gas exchange methods 22—33, 50, 96—97, 160—163
- 五大湖, 劳伦先山 Great Lakes, Laurentian 174, 188
- 木材收获量 Harvest of wood 294
- 历史概述 Historical survey 6—11
- 双曲线方程 Hyperbolic equation 85
- 日变曲线 Diurnal curve 27
- 日变 pH 法 Diurnal pH method 30
- 气候 Climate
  - 生产力 Productivity 108, 217—242
  - 植被区系 Vegetation formations 218
- 气候图 Climatic maps 225, 227, 229, 235
- 内陆水域 Inland water bodies 174—190
- 无机碳、总量测定 Inorganic carbon, determination of total, 31
- 无节制增长 Unregulated growth 301, 302
- 日本山毛榉林 Japanese beech forest 108
- 日本树木的回归方程 Japanese tree regressions 70, 72
- 贝加尔湖 Lake Baikal 184
- 文达湖 Lake Vanda 184
- 韦洛拉普湖 Lake Werowrap 184
- 方法, 生产力 Methods, productivity, 15—158 见测定和生产力测定
- 淡水 Fresh water 17—50, 178—181
- 海洋 Marine 17—50, 159—163
- 地区 Regional 137—149
- 溪流 Streams 25—26
- 陆地 Terrestrial 50—112
- 太阳辐射、与生产力关系 Solar radiation, relation to productivity 169, 194,

- 不稳定系统 Unstable systems 300—307  
 乌饭 *Vaccinium constablaei* (highbush blueberry) 60  
 天气记录 Weather records, 149, 220—221  
 木材和树皮测定 Wood and bark measurements 55—56, 63—82  
 化合物热容量 Caloric content of chemical compounds 120—121

## 五 画

- 他源性碳 Allochthonous carbon 177  
 生产量测定中的开度量法 Allometric approach in production measurement 63—74  
 北极湖泊 Arctic lakes 182  
 生物量积累率 Biomass accumulation ratios 50, 58, 68, 78, 101, 138, 289  
 生物量 Biomass 141—145, 195, 285, 289—290  
   定义 Definition 4  
   物种中的分布 Distribution among species 275  
   组织中的比例 Percents in tissues 58, 68, 78  
   范围 Ranges, 195, 289  
   与海拔的关系 Relation to elevation 109  
   与生产量相关 Versus production 81, 286  
   世界 World 289, 294  
 生物群落型 Biome types 191  
 生物群落 Biomes 138, 259  
 生物圈 Biosphere 3, 284, 292, 294  
   特征 Characteristics 284—291  
   与人的关系 Man's relation 201, 293, 299  
   生产量 Production 286, 292, 296  
   人类食物生产量 Production for human food 292  
 北方森林(泰加林、挪威云杉) Boreal forests (taiga, spruce-fir) 192, 194, 218, 259, 286  
 卡值 Caloric value  
   化学分析计算 Calculating from chemical analyses 121  
   定义 Definition 113  
 加拿大 Canada 179, 272  
 加那里群岛 Canary Islands 168  
 乍得 Chad 210

- 生态系统间的化学差异 Chemical difference between ecosystems 280—281
- 叶绿素 Chlorophyll
- 含量 Content 59—60, 69, 183, 185, 196, 198, 286, 290—291
  - 测定 Determination 41
  - 世界总量 World amount 286
  - 与生产力的关系 Relation to productivity 41, 78, 103, 105, 198, 286, 290
- 玉米 Corn (*Zea mays*) 88, 119
- 生产力中溶解有机碳的损失 Dissolved organic loss from productivity 161, 162
- 白昼曲线 Diurnal curves 23, 27
- 四照花 Dogwood (*Cornus florida*) 238
- 东亚 East Asia 219
- 东印度群岛 East Indies 251, 250
- 生态圈 Ecosphere 3, 137, 288
- 生态系统 Ecosystems 99, 138, 288
  - 化学差异 Chemical difference 274—283
  - 分类 Classifications 158, 167, 168, 182, 183, 192, 286
  - 生产力下降 Reduced productivities 296
  - 压力效应 Stress effects on 267
- 生产力和生物量与海拔的关系 Elevation, relation to productivity and biomass 108—109
- 生产力的能量 Energy of productivity 3—4, 17—19, 100, 112—122, 191—195
- 生产力的环境相关关系 Environmental correlations of productivity 108—110, 149—159, 163—165, 181—185, 203—213, 217—242
- 叶的生物量和生产量 Foliage biomass and production 55, 56, 58, 67, 75—82, 92, 103, 142
- 北部地区 Boreal areas 258
- 布鲁克黑文森林 Brookhaven forest 70—79, 91, 98, 102
- 布鲁克黑文转换法测定生产力 Brookhaven inversion approach to measuring productivity 98
- 布鲁克黑文国家实验室 Brookhaven National laboratory 64, 73, 79, 90, 98
- 加利福尼亚 California 184, 295
- 卡值测定 Caloric measurement 112—121
- 计算 Calculations 118—121
  - 研磨样品 Milling samples 114
  - 样品干燥 Drying samples 114



- 燃烧片准备 Preparation of tablets 115
- 氧弹和水浴准备 Preparation of bomb and water bath 115—116
- 电流控制器 Galvanic probe 24
- 生长季 Growing season 236—242
- 生长 Growth
  - 相关 Allometric 64, 65
  - 格局 Patterns of 300—302
- 印度 India 202, 205, 209, 296
- 石炭酸木 *Larrea divaricata* (creosote bush) 93
- 叶 Leaf
  - 产量和生物量 Production and biomass 56, 58, 68, 92, 103, 142
  - 面积效应 Area efficiency 60—61, 69, 103
  - 面积率和指数 Area ratio and index, 103, 105, 196
  - 表面积, 世界 Surface area, world 196
- 对数回归 Logarithmic regressions 63—81, 82—87, 141
- 玉米 Maize (*Zea mays*) 88, 119
- 生产力制图 Mapping of productivity 12, 14, 129, 217—242
- 平均木法 Mean tree approaches 55—57
- 代谢作用 Metabolism 17—22, 25, 26, 30, 32, 178
- 尼日利亚 Nigeria 202
- 尼罗河 Nile 181
- 北美洲 North America 174, 219, 251, 258
- 北卡罗来纳州 North Carolina 29, 122—136, 145, 148, 199, 271, 272
- 北卡罗来纳州生产力剖析 North Carolina productivity profile 125, 129—133
- 丛生(高山)福祿参 *Phlox caespitosa* (alpine phlox) 93
- 石楠松树群落 Pine heaths 110
- 生产者 Producer 282
- 生产量 Production
  - 平衡 Balances 102
  - 地下部分 Below-ground 90—95
  - 估测 Estimates, 见第一性生产量
  - 比率 Ratios 57—59, 106, 123—129, 146—147
- 生产力 Productivity
  - 评价 Assessments 11
  - 底栖生物 Benthic 44—45, 167, 169, 172
  - 制图 Mapping, 见地图

- 测定,水域的 Measurement, aquatic, 16—49 见测定和方法
- “阿伦曲线”法 “Allen curve” method 45
- 瓶法测定生产力 Bottle methods of productivity measurement 19, 22
- 碳 14 法 Carbon 14 method 33—41, 161—162, 179
- 设备应用 Equipment used 35
- 优点 Advantage of 33, 162
- 回收 Drawbacks of 40, 162
- 叶绿素法 Chlorophyll method 41—43
- 自由水氧测定技术 Free water oxygen technique of measurement 17, 19, 23
- 气体交换法 Gas exchange methods 22—33, 160—163
- 原位法 In situ method 20
- 大型植物法 Macrophyte methods 44, 160—163
- 附生植物生产力法 Periphyton productivity methods 48
- 单曲线法 Single curve method 27
- 两站分析法 Two-station method 25
- 温氏法 Winkler method 19, 22, 23
- 温氏氧测定法 Winkler oxygen determinations 19, 27
- 生产力的剖析 Profiles of productivity 145—149
- 白栎 *Quercus alba* (white oak) 68, 82, 91, 93
- 生产力估测的稳定性 Reliability of production estimates 82—87
- 圣卡他利纳山区,亚利桑纳州 Santa Catalina Mountains, Arizona 266
- 生产量研究的尺度 Scales of production study, 137—139, 155
- 闪烁计数 Scintillation counting, 38—39
- 半荒漠 Semidesert, 218, 286
- 生产量测定的统计 Statistics of production measurements 82—87
- 田纳西州 Tennessee, 142—151, 201
- 田纳西州流域管理局 Tennessee Valley Authority (TVA) 140—142
- 生产力的理论处理 Theoretic treatment of productivity 169—171
- 加拿大铁杉 *Tsuga canadensis* (eastern hemlock) 110
- 生长期 Vegetation period 136, 236
- 世界动物生物量 World animal biomass 290
- 世界食物产量 World food production 291
- 世界第一性生产力估测 World primary production estimates 12, 192, 286, 289
- 世界第一性生产力图 World productivity maps 11—14, 198—201, 229,

232, 237, 240

世界植被图 World vegetation maps 11, 252

北卡罗来纳大学生物圈模型 UNC biosphere model 228, 239

半径增量 Radial increments 65, 68, 78

## 六 画

冰岛 Iceland 251, 258

农田有效性 Agricultural land availability 293

亚马逊河 Amazon River 181

亚马逊雨林 Amazon rainforest 243, 294

亚里士多德 Aristotle 16, 12-15

自养物种 Autotroph species 278

竹丛 Bamboo Brake 208, 213

有机物质的含碳量 Carbon content of organic matter 4, 10, 21, 165, 172, 177

异养生物的化学组成 Chemical composition of heterotrophs 280—282

地理生态学 Geocology 245

全球净第一性生产力估测 Global net primary production estimates 11—12,

190—194, 262, 284—289

全球生产力模型 Global productivity modeling 217—263

收获技术 Harvest techniques 52, 53, 162

向日葵 *Helianthus annuus* (sunflower) 92, 119

异养生物的化学组成 Heterotrophs, chemical composition of 280—282

地区性体系 Hierarchy of regions 138, 155

红外线气体分析仪 Infrared gas analyzer 137

因斯布鲁克图 Innsbruck productivity map 242, 253, 254, 262

伊利湖 Lake Erie 188

休伦湖 Lake Huron 188

安大略湖 Lake Ontario 188

华盛顿湖 Lake Washington

收获定律 Law of yield (Mitscherlich) 11, 242

光对生产力效应 Light effects on productivity 163

光透过性 Light penetration 64, 78, 179, 181, 183

红树林 Mangrove 214

红树林 *Rhizophora mangle* (mangrove) 208, 213

地图 Maps

蒸散量, 世界 Evapotranspiration, world 233, 235



- 降雨量,世界 Precipitation, world 227
- 生产力,莫桑比克 Productivity, Mozambique 200
- 生产力,北卡罗来纳州 Productivity, North Carolina 130, 132
- 生产力,海洋 Productivity, oceans only 166
- 生产力,美国 Productivity, U.S. 150, 151
- 生产力,世界 Productivity, world 198, 229, 232, 237, 240
- 生产力测定站 Stations for productivity measurements 222
- 温度,世界 Temperatures, world 225
- 迈阿密模型 Miami model 200, 201, 217, 225, 227, 240, 244, 254, 255, 259, 261
- 米尔斯塔特湖 Lake Millstatt 180
- 米罗尔湖 Mirror Lake, New Hampshire 178
- 过发达社会 Overdeveloped societies 304—306
- 过渡增长的影响 Overgrowth, effects of 306
- 过渡收获 Overharvest 293
- 西太平洋地区, Pacific, western region 202
- 有光带 Photic zone 170
- 光呼吸 Photorespiration 18, 19, 29, 97
- 光合作用 Photosynthesis 6, 7, 18, 19
  - 测定 Measurement of 28—33, 96—97, 103, 179—180
  - 根据叶绿素数据测定 Prediction from chlorophyll data 42, 43
  - 与第一性生产力的关系 Relation to primary productivity 6—8
- 光合商 Photosynthetic quotient 19
- 光合表面积,即叶面积 Photosynthetic surfaces also Leaf area 286, 290
- 竹 *Phyllostachys bambusoides* (bamboo) 93
- 红云杉 *Picea rubens* (red spruce) 68, 70, 93, 110
- 污染 Pollution 172, 187, 295, 296, 301
- 地区 Regional 137—157
- 过发达的心理效果 Psychological effects of overdevelopment 305, 306
- 红栎 *Quercus coccinea* (scarlet oak) 91, 93
- 尖叶山柳 *Clethra acuminata* (white alder) 60, 93
- 地图的计算机分析 Computer analysis of maps 243—263
- 刚果 Congo 181, 210
- 扩散 Diffusion 28, 33
- 扩散校正法 Diffusion corrections 28, 33
- 多样性与生产力的关系 Diversity in relation to productivity 271—273

- 全球蒸散量图 Evapotranspiration map, global 235
- 羊茅草(高山) *Festuca ovina* (sheep's fescue grass) 92
- 产量测定方式 Forms for production measurement 65, 125
- 自由水法 Free-water methods, 19—21, 30
- 红罗克湖 Red Rock Tarn 186
- 地区生产力 Regional productivity 122—155
- 历史 History 122
- 方法 Methods 126—127, 137—155
- 与气候有关的模型 Models relating to climate 149—153
- 北卡罗来纳州 North Carolina 122—136
- 资料来源 Sources of data 124—127, 140—149
- 美国 United States 137—155
- 有节制增长 Regulated growth 301
- 回归 Regression, 63, 75, 83
- 对数变换的校正 Correction for logarithmic transformation 83—84
- 82—85
- 离差 Deviations from 83
- 方程 Equations 63, 83, 239
- 根 For roots 71, 90
- 回归线,种间的 Regressions, interspecies 70—77, 89, 90
- 西马尾藻海 Sargasso Sea, 162
- 西雅图生产力图 Seattle productivity map 197, 199, 241, 242, 254
- 西伯利亚 Siberia 272
- 网茅属 *Spartina* (marsh-grass) 45
- 成层现象、温度的,水体中 Stratification, thermal, in water bodies 160, 165
- 压力效应 Stress effects 267—270
- 西印度 West Indies 250, 251
- 西南非洲 Southwest Africa, 218, 226

## 七 画

- 阿拉斯加湖 Alaskan lakes 182
- 阿巴拉契山区 Appalachian Mountains 152, 144
- 阿伦尼亚斯 Arrhenius 10
- 克利尔湖,加利福尼亚州 Clear Lake, California 184
- 针叶林 Coniferous forests 78, 110, 121, 143, 144, 280
- 针叶树 Conifers. 见云杉,松,铁杉属 *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*

- 陆块面积 Areas of land masses 251
- 作物换算因子 Crop conversion factors 126, 145—155
- 作物产量统计 Crop yield statistics 122—127, 145—155
- 坎伯兰高原 Cumberland Plateau 144
- 估测体积增量 (EVI) Estimated volume increment (EVI) 57—62, 65, 68, 69—73, 78, 81, 86
- 灾荒 Famine 296, 297
- 佛罗里达州 Florida 152
- 佐治亚州 Georgia 141, 152, 161
- 扭黄茅 *Heteropogon contortus* 209
- 里姆高地 Highland Rim 143
- 社会的不稳定性 Instability in society 305
- 阿什塔比拉水库, 北达科他州 Lake Ashtabula Reservoir, North Dakota 184
- 克洛平湖 Lake Klopein 180
- 纳库鲁湖 Lake Nakuru 186
- 苏必利海湖 Lake Superior 188
- 沃尔特湖 Lake Wörth 180
- 劳伦斯湖, 密执安州 Lawrence Lake, Michigan 178
- 低能 $\beta$ 粒子 Low energy beta particles 39
- 估测地区生产量的方法 Methods, assessing regional production 140—149
- 纳什维尔盆地 Nashville Basin 144
- 纽约 New York 145, 148, 201
- 纽约州 New York State 272
- 抛物体体积 (VP) Parabolic volume (VP) 65, 68, 78, 85, 86
- 针叶黍草(撩荒地) *Panicum aciculare* (panic grass, oldfield) 92
- 芦苇(沼泽草本) *Phragmites communis* (reed grass, marsh grass) 176
- 极地(两极地区) Polar areas 258, 259
- 极地水域 Polar waters 159
- 沙撈越 Sarawak 212
- 连续收获 Sequential harvesting, 44
- 阿巴拉契山区南部 Southern Appalachians 62
- 层生产力 Stratal productivity 264—267
- 技术问题 Technology, problems of 286—290
- 时间尺度 Time scales 139, 155
- 两站分析 Two-station analysis 25
- 财富的影响 Wealth, effects of 305



附生植物 Periphyton 175, 189

## 八 画

非洲 Africa 151, 185, 203, 209, 219, 250, 259

细菌(化能合成的) Bacteria (chemosynthetic) 177

底栖植物生物量,估测方法 Benthic biomass, method of estimation 44

底栖植物生产量 Benthic production 44—45, 167, 172, 175—178

底栖小型植物区系 Benthic microflora 168

顶极群落 Climax 82, 107, 102

枝条的测定 Branch measurements 56, 65—68, 69—74

枝条的表面积 Branch surfaces 66, 78

沼泽苔草 *Carex lacustris* (lake-margin sedge) 92

委内瑞拉卡拉博索平原 Calabozo Plains, Venezuela 176

净第一性生产力中的热容量 Caloric contents in net primary productivity 121, 192, 194

变动系数 Coefficients of variation 82

转换系数 Conversion factors 21, 123—129

环境图 Environmental maps 19—22, 83—86, 179

欧亚大陆 Eurasia 151, 250, 258

欧洲 Eusrope 199, 219, 243, 296

实验湖区 Experimental lakes area 179

果实产量 Fruit production 53—58, 69, 79, 81

帚石南灌丛 Heath balds 80

昆虫消耗量 Insect consumption 141

国际生物学计划 (IBP) International biological program (IBP) 13, 137, 153, 155, 190

国际海洋十年勘探 International decade of ocean exploration 165

呼吸的转换测定 Inversion measurement of respiration 97—99

浅水湖 Lake, 280

明瓶和暗瓶法 Light-dark bottle method 21, 37

经营压力 Management stress 269

图面估算 Map evaluation 245

净群落增长 Net community growth 51

净生态系统生产量 Net ecosystem production 51, 102, 212

净光合作用 Net photosynthesis 23

净第一性生产力定义 Net primary productivity, definition 3, 4, 19, 137

- 松-栎林(布鲁克黑文) Oak-pine forest (Brookhaven) 69—73
- 物候学 Phenology 139, 155
- 松林 Pine forests 110, 127, 268
- 刺果松 *Pinus taeda* (loblolly pine) 127
- 降水量 Precipitation
  - 年平均 Average annual 217—220, 227
  - 与第一性生产力的关系 Relation to primary productivity 108, 209, 224, 226, 229
- 组织中的百分率 Percents in tissues 58, 68, 78
- 波多里哥 Puerto Rico 212
- 波多里哥雨林 Puerto Rican rain forest 98
- 欧洲栎 *Quercus robur* (oak) 68, 93
- 放射性碳 Radioactive carbon 34—41
- 放射性测定 Radioactivity, determination of 40
- 放射性碳法 Radiocarbon method 34—41, 161, 179
- 雨林 Rain forest, 192, 194, 196, 207
- 雨绿林和热带季雨林 Rain green and tropical seasonal forest 192, 196, 210, 286
- 变化率曲线 Rate-of-change curve 26, 29, 32
- 呼吸量 Respiration 3, 18, 22, 97
  - 异养生物 Heterotroph 102
  - 光照和黑暗 Light and dark 28—33
  - 占总生产力的百分率 Percents of gross productivity 100—103, 181—186
  - 光呼吸 Photorespiration 18, 19, 29
  - 与pH的关系 Relation to pH 30
  - 土壤 Soil 99—100
- 河流生产力 Rivers, productivity of 182, 185
- 饱和曲线 Saturation curve 153
- 季雨林, 热带 Seasonal forests, tropical 192, 196, 210, 218
- 物种与面积关系 Species-area relations 271—272
- 物种多样性, 与第一性生产力的关系 Species diversity, relation to primary productivity 271—272
- 物种生产力 Species productivity 267—270
- 物种饱和水平 Species-saturation level 272
- 茎表面积 Stem surface 68, 78
- 河流代谢 Stream metabolism, 27

表面 Surfaces

贮存能量计算 Stored energy, calculation of 119, 120

枝 Branch 67, 68

锥体 Conic 65, 68, 78

叶 Leaf 59, 60, 78, 105, 195

制图 Mapping 226

茎 Stem 68, 78

沼泽与湿地 Swamp and marsh, 186, 193, 196, 286

注射器-气象色谱技术 Syringe-gas chromatograph technique, 31

苔原 Tundra, 192, 196, 218, 286, 290

林下植物生产量 Undergrowth production, 57, 80, 142, 143

单位的定义 Unit definitions,, 4

帚石南 *Calluna vulgaris* (heather) 93

## 九 画

香冷杉 *Abies balsamea* (balsam fir) 60

绝热量热器 Adiabatic calorimeter 116

树木和灌木的年龄 Ages of trees and shrubs 58, 66, 68, 78

相关方程 Allometric relations 63, 75, 139

美洲豚草 *Ambrosia artemisifolia* (ragweed) 92

美洲须芒草(草原) *Andropogon scoparius* (bluestem grass, prairie) 92

南极硅藻生长测定 Antarctic diatoms, measured growth of 164

南极湖泊 Antarctic lakes 182

南极洲 Antarctica 184, 251, 258

总自源生产力 Autochthonous production 177, 178

玻璃效应 Bottle effects 21—22

玻璃培养 Bottle incubations 36

钙质红藻 Calcareous red algae 167

草原决明 *Cassia fasciculata* (prairie senna) 92

相关模型 Correlation models 218

树木的燃烧性 Combustability of trees 279

树干锥体表面积 Conic surface area 65, 68, 78

珊瑚礁,热带太平洋 Coral reef, tropical Pacific 167

荒漠 Desert 152, 190, 193, 204, 286, 287, 289, 290

荒漠灌丛 Desert shrubs 190, 286

误差来源 Error, sources of 19—22, 83—86, 179



相对误差的估测 Estimate of relative error 74, 70, 83  
 草原 Grasslands 52, 82, 95, 196, 218, 265, 268, 274, 279, 280, 281  
     生物量 Biomass 196, 276, 286  
     生产力 Productivity 108, 192, 204, 205, 286  
     热带的 Tropical 203—209  
 总光合量 Gross photosynthesis 23  
 总植物呼吸量 Gross plant respiration 19  
 总第一性生产力 Gross primary productivity  
     概念 Concept 3, 19, 102, 137  
     测定 Measurement 9, 100—102  
     世界 World 291  
 食物收获量 Harvest of food 292, 293, 294  
 树高 Heights of trees 58—64, 68, 78  
 哈巴德布鲁克, 新罕布什尔州 Hubbard Brook, New Hampshire 64 70—73,  
     89, 90  
 种间回归线 Interspecies regressions 70—77, 89, 90  
 美国鹅掌楸 *Liriodendron tulipifera* (yellow poplar, tulip tree), 76, 79, 100  
     75, 78, 102,  
 枯枝落叶量 Litter fall 103, 211  
 枯枝落叶量, 作为产量估测的指数 Litter fall as index for production estimate  
     103  
 栎树-石楠林 Oak heath 80  
 测定生产力 Measurements productivity, 15—158 见方法和生产力的测定  
     底栖生物 Benthos 43—44  
     谷物和农地 Crops and fields 53, 123, 135, 148, 149  
     森林 Forests 53—54, 54—82, 103—105,  
     草原 Grasslands 52, 92  
     大型植物 Macrophytes 44—45  
     附生植物 Periphyton 44  
     浮游生物 Plankton 21, 22, 27—43  
     人工林 Plantations 55—57  
 统计制图 Statistical mapping 245  
 统计回归 Statistical regressions 46  
     灌木地 Shrublands 52—54, 63—74  
     土壤呼吸 Soil respiration 99—103  
     溪流 Streams 25—27

- 林下植物 Undergrowth 58—63
- 测定,陆地 Measurement, terrestrial 50—111 见测定和方法
- 开度量法 Allometric approach 63
- 卡值测定 Caloric value measurement 115—117
- 森林维量分析 Dimension analyses of forests 63—74, 78, 80—87
- 气体交换法 Gas exchange measurement 50, 55, 96—103
- 收获技术 Harvest techniques 52—54
- 平均木法 Mean tree approach 55—57
- 小气候法 Micrometeorological approach 98
- 模型 Models 105, 149—155, 217—242
- 人工林法 Plantation approach 55—59
- 根系生物量和生产量 Root biomass and production 87—96
- 林下植物 Undergrowth 57—63
- 珊瑚礁和海湾 Reefs and estuaries 167, 196
- 俄罗斯 Russia 219
- 咸水湖 Saline lakes 175, 185
- 南美洲 South America 219, 251, 258
- 南太平洋 South Pacific 9
- 南亚 Southeast Asia 218
- 树干蓄积 Stem volume, 70, 78 见抛物型蓄积
- 结构碳水化合物浓度 Structural carbohydrate concentrations, 282
- 临界面积 Threshold area 274
- 树木维量间的关系 Tree dimensions, relations between 63, 65, 68—69, 76, 77
- 香蒲 *Typha* (cattails) 176
- 荚蒾 *Viburnum alnifolium* (hobble bush) 58, 91, 93
- 美国 United States 137, 140, 151, 187, 201, 294—296, 305—307
- 美国国际生物学计划东部落叶阔叶林生物群落 U. S.-IBP eastern deciduous forest biome 238
- 威斯康星州 Wisconsin, 145, 201

## 十 画

- 高山湖泊 Alpine lakes 182, 179
- 被子植物、卡值和进化 Angiosperms, caloric values and evolution 194, 279
- 海底藻类 Benthic algae. 见大型植物
- 容纳量,世界,人类 Carrying capacity, world, for man 296—300
- 夏延河 Cheyenne River 184

- 消费者的化学组成 Consumers, chemical composition of 280—281
- 消费量 Consumption
- 人类食物 Of food by man 291—293
- 工业能量 Of industrial energy 291
- 耕地 Cultivated land 193, 196, 285, 292, 293
- 哥斯达黎加 Costa Rica 210, 212
- 透明容器法 Cuvettes 96, 97
- 埃及 Egypt 297
- 能量的工业释放 Energy industrial release of 292
- 能量估定,总量的估测 Energy fixation, estimate of total 191—194, 291
- 海湾(河口) Estuaries 287, 288
- 埃塞俄比亚 Ethiopia 258
- 根的掘取 Excavation of roots 88—90
- 海带 *Fucus vesiculosus* (rockweed) 162
- 格陵兰 Greenland 250, 251, 258
- 原位培养法 *In situ* methods 19—22, 162
- 海洋 Marine
- 生产量 Production 167, 168, 172, 173
- 生产力 Productivity 159, 174
- 生产力测定 Productivity measurement 160—174
- 圆柱材 Poletimber 141—145
- 浮游植物 Phytoplankton 160, 165, 172, 173, 188, 189
- 生产量 Production 160—173, 257—258, 286
- 生产力 Productivity 158—189, 286
- 浮游生物 Plankton 161, 162, 175, 198, 280
- 浮游生物生产力,测定 Plankton productivity, measurement 22, 23, 27—43, 47, 50, 162—163
- 浮游生物的生产力 Planktonic productivity 165—173, 287
- 浮游生物的生产量 Planktonic production 159—190, 287
- 莫桑比克 Mozambique 200
- 海洋 Ocean 159, 169
- 海洋环境 Ocean environment 159, 160
- 海洋第一性生产量 Ocean primary production 167, 172—173
- 海洋生产力 Ocean productivity 160—173
- 海洋生产力图 Oceans productivity maps 244, 247, 253, 257, 260
- 氧分析 Oxygen analysis 23—24



- 氧弹,准备 Oxygen bomb. preparation of 115—116
- 氧气法的生产量测定 Oxygen methods of production measurement 22—23,  
160
- 剖析(剖面) Profiles 144—148
- 根系和枝条的关系 Root and shoot relations 88—96
- 根重(根量) Root mass 71, 92
- 根系生产量 Root production 95—98, 142
- 根系的回归方程 Root regressions 71, 90
- 根/枝比 Root/shoot ratios 90—95
- 样地 Sample plots, 57, 64, 140—145
- 样木 Sample trees 64—73
- 海藻 Sea grasses 168
- 株数等级(蓄积) Stocking 143, 144
- 夏绿林(温带落叶阔叶林) Summergreen (temperate deciduous) forest 78,  
110, 192, 196, 218, 280, 286
- 泰加林 Taiga. 见北方森林
- 陆地群落 Terrestrial communities
- 生物量范围 Biomass ranges 196, 286
- 叶绿素含量 Chlorophyll, content of 196, 286
- 叶面积 Leaf areas 196, 286
- 陆地第一性生产量 Terrestrial primary production 190—191, 284—289
- 陆地生产力 Terrestrial productivity 100—110, 121—136, 190—201, 217—  
242, 286
- 宽叶香蒲 *Typha latifolia* (broadleaved cattail) 92
- 方法 Methods 50—111
- 热带湖泊的情况 Trophic status of lakes 182, 185
- 热带水域生产力 Tropical aquatic productivity 167, 168, 182, 186, 286
- 热带地区,潮湿 Tropical areas, wet 258, 259
- 热带落叶林(雨绿林) Tropical deciduous (raingreen) forest 92, 192, 196,  
210—211, 218, 286
- 热带森林 Tropical forests 152, 196, 218, 268
- 生物量 Biomass 192, 286, 289
- 生产量测定的方法 Method of production measurement 87
- 生产量平衡 Production balance 102
- 生产力 Productivity 84, 87, 192, 205—207, 286
- 热带草原 Tropical grassland 203—209

热带河流 Tropical rivers 182  
热带稀树干草原 Tropical savanna 192, 205—206, 210, 286  
热带陆地生产力 Tropical terrestrial productivity 192, 202, 214, 286  
校正法 Corrections for

白昼呼吸量 Daytime respiration 28

扩散 Diffusion 28, 33

大林木 Large trees 84

对数变换 Logarithmic transformation 83—84

植物损失部分 Loss of plant parts 52, 55

根系损失量 Root loss

闪烁计数 Scintillation counting 39

温度补偿 Temperature compensation 24

## 十 一 画

断面积和增量 Basal area and increment 65, 78, 106—107

黄桦 *Betula alleghenienses*, *Betula lutea* (yellow birch) 73

弹式热量计 Bomb calorimeter 112—116

第一性生产者的化学组成 Chemical composition of primary producers 280—282

深度 Depth

平均, 海洋和湖泊 Mean, of ocean and lakes 159, 174

与生产力的关系 Productivity in relation to 180

维量分析 Dimension analysis 54—82

应用于森林和林地 Application to forests and woodlands 77, 78, 79

计算 Calculation 64—66

样木分析 Field analysis of sample trees, 66—74

综合表 Summary tables, 60, 68, 70, 78

营养障碍湖 Dystrophic lakes 183

蚯蚓 *Eisenia rosea* (earthworm) 281

常绿林 Evergreen forest, 207, 211, 218, 286 见针叶林

常绿雨林, 第一性生产力 Evergreen rain forest, primary productivity 207, 218, 286

淡水生态系统 Freshwater ecosystems

生产量 Production, 184, 286

生产力 Productivity 17—49, 174—189, 286

猪殃殃 *Galium aparine* (bedstraw) 92

- 康斯坦茨湖 Lake Constance 184
- 基各特斯湖 Lake Kilotes 185
- 密执安湖 Lake Michigan 188
- 椴木 *Lyonia ligustrina* (maleberry) 60
- 密西西比河 Mississippi River 18
- 混交旱生林 Mixed dry forest 207
- 营养物对生产力的效应 Nutrient effects on productivity 160, 164—165, 186—189
- 营养库 Nutrient pools 195
- 营养物 Nutrients, 285
- 第一性生产量 Primary production
- 淡水 Freshwater 184, 286
- 海洋 Marine 167, 168, 172, 173
- 地区 Regional 122—136
- 陆地 Terrestrial 190—194
- 世界 World 190, 252—263
- 第一性生产力 Primary productivity
- 因光合作用而不同 As different from photosynthesis 6—9
- 与生长期长度的关系 Correlation to length of vegetation period 236—242
- 资料 Data 60, 78—78, 167—168, 173, 186, 204, 208—220
- 降雨和温度的影响 Effects of rainfall and temperature on 110, 217—226, 267—270
- 方程和平衡 Equation and balance 7, 13, 102
- 淡水 Freshwater 174—189
- 绿色革命 Green revolution 303
- 地图 Maps 131, 136, 166, 197, 217—263
- 海洋 Marine 159—174
- 模拟 Modeling 见模型
- 菲律宾群岛 Philippines 251, 252, 258
- 根据蒸散作用预测 Predicted from evapotranspiration 150—152, 230—242
- 地区性的 Regional 112—121
- 陆地的 Terrestrial 100—111, 190—214
- 猝火 Quenching 39, 40
- 船上培养法估测生产力 shipboard productivity estimates 21



硅 Silica 278

黄假高粱(印度杂草, 撂荒地) *Sorghastrum nutans* (Indian grass, oldfield)

92

## 十 二 画

黑越桔 *Vaccinium vacillans* (lowbush blueberry) 75, 93

黑越橘 *Gaylussacia baccata* (black huckleberry) 58, 60, 61, 75, 91—93

黑果梨 *Pyrus melanocarpa* (black chokeberry) 61

黑麦 *Secale cereale* (rye) 92

缅甸 Burma 208

植物中的热量平衡 Calorie equivalents in plant materials 118—121

森林连续清查 Continuous forest inventories 140

落叶阔叶林 Deciduous forests, 110, 192, 196, 207, 218, 280

落叶阔叶树 Deciduous trees 见 槭、桦、榛、山毛榉、鹅掌楸、杨、樱、柞

富营养的湖泊 Eutrophic lakes 182—189

森林 Forests. 见 落叶阔叶林、常绿林、北方森林、雨林

森林生物量 Forest biomass 78—87, 110, 144, 196

森林的维量分析 Forest dimension analysis 63—82

森林清查样地资料 Forest inventory plot data 140—145

森林生产量 Forest production 192, 286

森林生产力 Forest productivity 75—81, 100—111, 123, 127, 131, 132, 140—149, 192, 286

森林测定(林分测定) Forest stand measurements, 64—74, 78, 79

森林产量 Forest yields 123, 127, 146

喜马拉雅山、尼泊尔 Himalayas, Nepalese 109

湖泊和江河的生产量 Lake and stream production 185, 193, 196

湖泊和江河的生产力 Lake and stream productivity 174—189

景观生产力模式 Landscape productivity patterns 122

最小量定律(李比希) Law of the minimum (Liebig) 9, 230, 255

戟叶铁扫帚 *Lespedeza cuneata* (bush-clover) 92

最小面积概念 Minimum area, concept of 272

植物呼吸作用 Phytorespiration 19

短叶松 *Pinus echinata* (short-leaved pine) 127

湿地松 *Pinus elliotii* (slash pine) 127

硬叶松 *Pinus rigida* (pitch pine) 68, 82, 93

植物生产量, 历史 Plant production, historical 8

植物呼吸量,总生产力中的百分率 Plant respiration, percentage of gross productivity 100—103, 181—182

植物与水的关系 Plant-water relationships 7, 151—153, 217—236

稀树干草原 Savanna 206, 210, 286

定义 Definition 210

第一性生产力 Primary productivity 206—210, 286

温带森林 Temperate forests. 见落叶阔叶林,常绿林和北方森林

温带河流 Temperate rivers 182

温带湖泊 Temperate lakes 182

温带水域 Temperate-zone waters 169, 258—260

温度 Temperature

补偿修正 Compensation, correction of 24

与生产力的关系 Relation to productivity 110, 164, 220—223

值、年平均 Values average annual 218, 220—223

植物群系型 Vegetation formation types 191, 218, 286

硬叶常绿灌丛 Chaparral 192, 196, 218

紫花杜鹃 *Rhododendron catawbiense* (mountain rosebay) 58, 61

疏林地 Woodlands 192, 196, 265, 286, 291

## 十 三 画

福氏冷杉 *Abies fraseri* (Fraser fir) 110

群落分类 Classification of communities 190, 192, 286

群落生产量 Community production 54

群落的性质 Community properties 195—196, 286—288

溶解的有机碳 Dissolved organic carbon, 175, 176

蒸散量模型 Evapotranspiration models 236

蒸散量与生产量的关系 Evapotranspiration, relation to production 108, 149—153, 230—236

裸子植物, 卡值和进化 Gymnosperms, caloric values and evolution 194, 279

蒙特利尔模型 Montreal model 217, 230, 244, 259

新农业技术的作用 New agricultural technology, effects of 303

新西兰 New Zealand 250, 259, 251

矮松 *Pinus virginia* (scrub pine) 143

矮桤 *Prunus pensylvanica* (pin cherry) 93

矮针叶树栎灌丛 Pygmy conifer-oak scrub, 78

锯材 Sawtimber 140—145  
 塞内加尔 Senegal 210  
 塞拉内华达山区 Sierra Nevada Mountains 184  
 瑞典 Sweden 184, 295  
 蓄积, 干材 Volume stem 70, 75, 78

## 十 四 画

碱度计算法 Alkalinity calculation 48  
 褐藻 *Ascophyllum nodosum* (brown alga) 168  
 碳十四法  $^{14}\text{C}$  method 33—41, 45, 161, 179, 180  
 碳四植物  $\text{C}_4$  plants 17  
 碳、他源性 Carbon allochthonous 177  
 碳固定 Carbon fixation 175  
 碳生产率 Carbon productivity 163—165, 175—189  
 碳酸 Carbonic acid 30  
 截取干重估测生产量 Clipping dry weight for production estimate 57, 103  
 榛 *Corylus avellana* (hazel) 93  
 碳酸木 Creosote bush (*Larrea divaricata*) 54  
 滴滴涕 DDT. 294  
 模型 Models

生产过程 Of production process 45—46, 103  
 生产量对气候的反映 Of production response to climate 108, 237—264  
 地区和世界的生产量 Of regional and world production 149—153,  
 169—171 237, 283

寡营养湖 Oligotrophic lakes 183  
 颗粒状有机碳 Particulate organic carbon 176, 177  
 演替、生产力 Succession, productivity in 79—80, 82, 88, 107, 155  
 模式 Pattern 11  
 稳定状态 Steady states 300  
 嫩枝和叶的测定 Twig and leaf measurements 53—55, 64—69, 70—74

## 十 五 画

澳大利亚 Australia 184, 185, 203, 209, 251, 259  
 德国 Germany 123  
 潮间蓝绿藻 Intertidal blue-greens 168  
 潮间海藻 Intertidal seaweeds 168





S0015492

橡树岭国家实验室 Oak Ridge National Laboratory 97, 102

橡树岭, 田纳西州 Oak Ridge, Tennessee 69—73

蕃茄 *Solanum lycopersicum* (tomato) 92

## 十 六 画

糖槭 *Acer saccharum* (sugar maple) 68, 73, 91

## 十 九 画 以 上

藻类 Algae, 162, 164, 176 见大型植物

藻类、无机和有机营养物的需要量 Algae, inorganic and organic needs 164

藻类群体培养 Algal mass culture 196

露珠草和草原决明 *Circaea quadrisulcata* (enchanter's night shade) *Cassia fasciculata* (prairie senna) 92灌木栎 *Quercus ilicifolia* (shrubby, bear oak) 91, 93

灌木维量 Shrub dimensions 57

灌木地 Shrublands 80, 82, 192, 196, 265, 286, 289

收到期	1985.10.15
来 源	西单书
书 价	3.40元
单据号	022083
开票日期	1985.9.25

24014.

58.18

297

书 名 生物圈的第一性生产力

科学出版社

1985.4.

借者姓名

借出日期

还书日期

~~2002年1月17日~~

~~2003年4月14日~~

27

58.18

297

### 注 意

- 1 借书到期请即送还。
- 2 请勿在书上批改圈点，折角。
- 3 借去图书如有污损遗失等情形须照章赔偿。

京卡0701

封面设计：罗小华

统一书号：13031·2876

定 价：3.40 元

本社书号：3944·13-8

科技新书目：92-36





